

N° d'ordre

50.376
1970
146-1

UNIVERSITÉ DE LILLE
FACULTÉ DES SCIENCES

THÈSE

présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

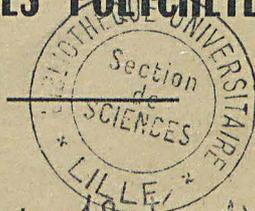
pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR
ÈS SCIENCES NATURELLES

par

NICOLE DHAINAUT-COURTOIS

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DES
PROCESSUS SÉCRÉTOIRES DANS LE SYSTÈME NERVEUX CENTRAL
ET AU NIVEAU DE LA GLANDE INFRACÉRÉBRALE DES NEREIDAE
(ANNELIDES POLYCHÊTES)



Soutenu le 18 décembre 1970
devant la commission d'examen

MM. R. DEFRETIN, Président
M. DURCHON, Rapporteur
E. VIVIER, Examineur
R. COUTEAUX, Membre invité

SCD LILLE 1



D 030 307636 1

50.376
1970
N° d'ordre
146-1

50.376
1970
146-1

UNIVERSITÉ DE LILLE
FACULTÉ DES SCIENCES

THÈSE

présentée

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR
ÈS SCIENCES NATURELLES

par

NICOLE DHAINAUT-COURTOIS

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DES
PROCESSUS SÉCRÉTOIRES DANS LE SYSTÈME NERVEUX CENTRAL
ET AU NIVEAU DE LA GLANDE INFRACÉRÉBRALE DES NEREIDAE
(ANNELIDES POLYCHÈTES)



Soutenu le
devant la commission d'examen

MM. R. DEFRETIN,	Président
M. DURCHON,	Rapporteur
E. VIVIER,	Examineur
R. COUTEAUX,	Membre invité

FACULTE DES SCIENCES DE LILLE

DOYENS HONORAIRES

MM. H. LEFEBVRE, M. PARREAU

PROFESSEURS HONORAIRES

MM. ARNOULT, BROCHARD, CAU, CHAPPELON, CHAUDRON, DEHEUVELS, DEHORNE,
DOLLE, FLEURY, P. GERMAIN, KAMPE DE FERIET, KOURGANOFF, LAMOTTE, LELONG,
Mme LELONG, MM. MAZET, MICHEL, NORMANT, PARISELLE, PAUTHENIER, ROIG,
ROSEAU, ROUBINE, ROUELLE, WIEMAN, ZAMANSKY, CORDONNIER.

DOYEN

M. R. DEFRETIN, Professeur de Biologie Marine

PROFESSEURS TITULAIRES

M. BACCHUS Pierre	Astronomie et Calcul Numérique
M. BEAUFILS Jean Pierre	Chimie Générale
M. BECART Maurice	I.U.T. Lille
M. BLOCH Vincent	Psychophysiologie
M. BONNEMAN Pierre	Chimie Industrielle
M. BONTE Antoine	Géologie Appliquée
M. BOUCHON Pierre	Mathématiques
M. BOURIQUET Robert	Biologie Végétale
M. CORSIN Pierre	Paléobotanique
M. DECUYPER Marcel	Mathématiques
M. DEDECKER Paul	Mathématiques
M. DEHORS	Automatique
M. DELATTRE Charles	Géologie Générale
M. DURCHON Maurice	Biologie Animale
M. FOURET René	Physique
M. GABILLARD Robert	Electronique
M. GLACET Charles	Chimie Organique
M. GONTIER Gérard	Mécanique des Fluides
M. HEUBEL Joseph	Chimie Minérale
M. LIEBAERT	I.U.T. Lille
M. MONTREUIL Jean	Chimie Biologique
M. MORIAMEZ Michel	I.U.T. Valenciennes

MAITRES DE CONFERENCES (et chargés des fonctions)

M. ABBAR	I.U.T. Amiens
M. AUBIN Thierry	Mathématiques Pures
M. BEGUIN Paul	Mécanique des Fluides
M. BILLARD Jean	Physique
M. BKOUCHE Rudolphe	Mathématiques
M. BOILLET Pierre	Physique
M. BOILLY Bénoni	Biologie Animale
M. BONNOT Ernest	Biologie Végétale
M. BRIDOUX Michel	I.U.T. Béthune
M. CAPURON Alfred	Biologie Animale
M. CARREZ Christian	Calcul Numérique
M. CHOQUET Marcel	I.U.T. Lille
M. CORTOIS Jean	Physique
M. COULON Jean-Paul	Electrotechnique
M. GOUDEMENT Pierre	Chimie Physique
M. GRUSON Laurent	Mathématiques
M. GUILBAUT Pierre	Physiologie Animale
M. HERMAN Maurice	Physique
M. HUARD de la MARRE Pierre	Calcul Numérique
Mlle KOSMANN Yvette	Mathématiques
M. LABLACHE COMBLIER Alain	Chimie Générale
M. LACOSTE Louis	Biologie Végétale
M. LANDAIS Jean	Chimie Organique
M. LAURENT François	Automatique
M. LEHMANN Daniel	Mathématiques
Mme LEHMANN Josiane	Mathématiques
M. LEROY Jean-Marie	E.N.S.C.L.
M. LEROY Yves	I.U.T. Lille
M. LOUAGE Francis	Sciences Appliquées
M. LOUCHEUX Claude	Chimie Physique
M. MAES Serge	Physique
M. MAIZIERES Christian	Automatique
M. MESSELYN Jean	Physique
M. MIGEON Michel	Sciences Appliquées
M. MONSIGNY Michel	Chimie Biologique

PROFESSEURS TITULAIRES (suite)

M. MARTINOT LAGARDE	Mécanique des Fluides
M. PEREZ Jean-Pierre	Physique
M. PHAM MAU QUAN	Mathématiques
M. POUZET Pierre	I.U.T. Lille
Mme SCHWARTZ Marie-Hélène	Mathématiques
M. TILLIEU Jacques	Physique
M. TRIDOT Gabriel	Chimie Minérale Appliquée E.N.S.C.L.
M. VIDAL Pierre	Automatique
M. VIVIER Emile	Biologie Animale
M. WATERLOT Gérard	Géologie et Minéralogie
M. WERTHEIMER Raymond	Physique

PROFESSEURS A TITRE PERSONNEL

M. BENABOU Jean	Mathématiques
M. LUCQUIN Michel	Chimie Physique
M. LEBRUN André	C.U.E.E.P.
M. PARREAU Michel	Mathématiques
M. SAVARD Jean	Chimie Générale
M. SCHALLER François	Biologie Animale
M. SCHILTZ René	Physique

PROFESSEURS SANS CHAIRE

M. BELLET Jean	Physique
M. BODART Marcel	Biologie Végétale
M. BOUISSET Simon	Physiologie Animale
M. CELET Paul	Géologie Générale
M. CONSTANT Eugène	Electronique
M. DELHAYE Michel	Chimie Physique et Minérale 1er Cycle
M. DERCOURT Jean-Michel	Géologie et Minéralogie
M. DEVRAINNE Pierre	Chimie Minérale
M. GUILLAUME Jean	Biologie Végétale
Mme LENOBLE Jacqueline	Physique
M. LINDER Robert	Biologie Végétale
Mlle MARQUET Simone	Mathématiques
M. MONTARIOL Frédéric	Chimie Minérale Appliquée
M. PROUVOST Jean	Géologie et Minéralogie
M. VAILLANT Jean	Mathématiques

MAITRES DE CONFÉRENCES (suite)

M. MONTUELLE Bernard	I.U.T. Lille
Mme MORIAMEZ BOULLET Claude	I.U.T. Valenciennes
M. NICOLE Jacques	E.N.S.C.L.
M. PANET Marius	Electrotechnique
M. PAQUET Jacques	Sciences Appliquées
M. PARSY Fernand	Mécanique des Fluides
M. PONSOLLE	C.S.U. Valenciennes
M. POVY Jean-Claude	Sciences Appliquées
M. RACZY	Radiélectrique
M. ROOS Philippe	I.U.T. Lille
M. ROY Jean-Claude	Psychophysiologie
M. SAADA Georges	Physique
M. SALMER Georges	Electronique
M. SMET Pierre	Physique
M. SEGUIER Guy	I.U.T. Béthune
M. THOMAS Daniel	C.S.U. Valenciennes
M. WATERLOT Michel	Géologie Générale
Mme ZINN JUSTIN Nicole	Mathématiques

CONTRIBUTION A L'ETUDE MORPHOLOGIQUE DES
PROCESSUS SECRETOIRES DANS LE SYSTEME NERVEUX CENTRAL
ET AU NIVEAU DE LA GLANDE INFRACEREBRALE DES NEREIDAE
(ANNELIDES POLYCHETES)

Nicole DHAINAUT-COURTOIS

Laboratoire de Biologie Animale
Centre de Recherches sur la Cellule et Laboratoire
Associé au CNRS n° 148
Faculté des Sciences de LILLE.

SOMMAIRE

<u>INTRODUCTION</u>	p. 1
<u>MATERIEL, TECHNIQUES ET TERMINOLOGIE</u>	p. 3

PREMIERE PARTIE

MORPHOLOGIE DU SYSTEME NERVEUX CENTRAL DES NEREIDAE

<u>CHAPITRE I - ANATOMIE DU GANGLION SUS-OESOPHAGIEN</u>	p. 7
I - Historique.....	p. 7
A - Fibres nerveuses.....	p. 8
1) Nerfs.....	p. 8
2) Commissures et racines du collier périoeso- phagien.....	p. 9
B - Noyaux ganglionnaires.....	p. 9
C - Théories relatives à la segmentation du cerveau....	p. 13
II - Observations.....	p. 15
A - Nerfs. Racines du collier périoesophagien. Commissuresp.	15
B - Noyaux ganglionnaires.....	p. 17
C - Conclusion.....	p. 22
<u>CHAPITRE II - ETUDE CYTOLOGIQUE DU GANGLION SUS-OESOPHAGIEN</u>	p. 23
I - Historique.....	p. 23
II - Matériel et Techniques.....	p. 24
III - Observations.....	p. 25
A - Types cellulaires chez <u>N. pelagica</u> d'âge moyen....	p. 25
B - Evolution des types cellulaires I-VI durant la vie de <u>N. pelagica</u>	p. 32
1) Très jeunes <u>Nereis</u> (longueur comprise entre trois et quatorze métamères).....	p. 33
a) Généralités.....	p. 33
b) Conditions d'élevage. Techniques.....	p. 36
c) Observations.....	p. 36

2) Vers immatures (depuis 20 métamères) et <u>Heteronereis</u>	p. 37
C - Recherche des types cellulaires I-VI chez d'autres <u>Nereidae</u>	p. 39
D - Comparaison entre les types cellulaires I-VI et ceux décrits antérieurement dans le ganglion sus-oesophagien des <u>Nereidae</u>	p. 41
1) Microscopie optique.....	p. 42
2) Microscopie électronique.....	p. 46
IV - Discussion.....	p. 48
1) Les types cellulaires chez <u>N. pelagica</u>	p. 48
a) Définition.....	p. 48
b) Evolution.....	p. 51
2) Les types cellulaires chez les <u>Nereidae</u>	p. 53
Conclusion.....	p. 54
 <u>CHAPITRE III - ORGANES PHOTO- ET CHIMIORECEPTEURS</u>	p. 56
I - Noyau ganglionnaire 19, organe présumé photorécepteur....	p. 56
A - Cellule sensorielle.....	p. 57
B - Cellule de soutien.....	p. 58
II - Organes chimiorécepteurs.....	p. 58
A - Généralités.....	p. 58
1) Les cellules neurosensorielles.....	p. 59
2) Les cellules épidermiques associées.....	p. 59
B - Observations.....	p. 59
1) Ensembles sensoriels des cirres prostomiaux et des palpes.....	p. 59
a) Cellules neurosensorielles.....	p. 59
b) Cellules épidermiques associées.....	p. 60
2) Organe nuchal.....	p. 60
a) Cellules neurosensorielles.....	p. 60
b) Cellules épidermiques associées.....	p. 62
III - Discussion.....	p. 62
A - Noyau 19 et autres organes sensoriels.....	p. 63
1) Noyau 19 et ensembles présumés chimiorécepteurs	p. 63
2) Noyau 19 et organes visuels.....	p. 63
B - Valeur phylogénétique de l'infrastructure du noyau 19.....	p. 64

C -Signification physiologique du noyau 19.....	p. 65
IV - Conclusion.....	p. 69

CHAPITRE IV - LE COMPLEXE CEREBROVASCULAIRE..... p. 70

I - Historique.....	p. 70
A - Vascularisation du cerveau.....	p. 70
B - Complexe cérébrovasculaire.....	p. 71
II - Observations.....	p. 71
A - Microscopie optique.....	p. 71
1) Le cône intracérébral.....	p. 72
2) Les cellules infracérébrales.....	p. 72
3) Le réseau vasculaire.....	p. 73
B - Microscopie électronique.....	p. 73
1) Le cône intracérébral.....	p. 73
2) La région des cellules infracérébrales.....	p. 75
3) Structure de la paroi du réseau vasculaire et origine des cellules infracérébrales.....	p. 76
a) Capsule et cellules péricapsulaires.....	p. 76
b) Réseau vasculaire.....	p. 76
4) Cycle évolutif des cellules infracérébrales...	p. 78
a) Cellules C ₁	p. 79
B) Cellules C ₂	p. 83
C - Discussion.....	p. 84
1) Terminaisons axonales.....	p. 84
2) Cellules infracérébrales.....	p. 85
a) Les cellules C ₁	p. 86
b) Les cellules C ₂	p. 87
D - Conclusion.....	p. 87

CHAPITRE V - LA CHAÎNE NERVEUSE. COMPARAISON ENTRE LES TYPES CELLU-
LAIRES I-VI DU GANGLION SUS-OESOPHAGIEN ET A-C DE LA
CHAÎNE NERVEUSE..... p. 89

Généralités.....	p. 89
Matériel et Techniques.....	p. 89
Observations.....	p. 90
I - Localisation et morphologie des cellules sécrétrices chez une <u>Nereis</u> d'âge moyen.....	p. 91

A - Microscopie optique.....	p. 91
B - Microscopie électronique.....	p. 94
1) Péricaryones.....	p. 94
a) Cellules A.....	p. 94
b) Cellules B.....	p. 95
c) Neurones "ordinaires" C.....	p. 95
d) Remarques sur d'autres cellules de la chaîne nerveuse.....	p. 96
2) Fibres et terminaisons axonales au niveau du neuropile.....	p. 97
3) Nerfs et terminaisons axonales au niveau de la musculature.....	p. 98
II - Destinée de la sécrétion.....	p. 98
III - Evolution de l'activité sécrétoire au cours de la croissance.....	p. 99
A - Larves.....	p. 99
1) Microscopie optique.....	p. 99
2) Microscopie électronique.....	p. 100
B - Jeune <u>Nereis</u> ayant de vingt à soixante métamères...	p. 101
C - <u>Nereis</u> d'âge moyen.....	p. 101
1) Animaux âgés d'un an environ.....	p. 102
2) Animaux de plus d'un an.....	p. 102
a) Cellules A.....	p. 102
b) Cellules B.....	p. 103
D - Animaux sub-épitoques et épitoques.....	p. 103
IV - Discussion.....	p. 104
A - Les types cellulaires.....	p. 104
1) Microscopie optique.....	p. 104
2) Microscopie électronique.....	p. 105
B - Cycles sécrétoires.....	p. 106
C - Destinée de la sécrétion.....	p. 106
1) Matériel fuchsinophile.....	p. 107
2) Matériel non fuchsinophile.....	p. 108
V - Conclusion.....	p. 108

DEUXIEME PARTIE

NATURE CHIMIQUE DU MATERIEL SECRETOIRE

<u>CHAPITRE VI - TECHNIQUES CYTOCHIMIQUES GENERALES.....</u>	p. 111
I - Protides.....	p. 111
A - Réaction à la "ninhydrine-schiff" (YASUMA et ICHIKAWA, 1953).....	p. 111
B - Technique de Lison et Pinheiro (inédit).....	p. 112
C - Réaction de Chèvremont et Frédéric (1943).....	p. 112
D - Technique de Hillarp et Hökfelt (1955).....	p. 113
E - Fluorescence.....	p. 114
F - Autoradiographie.....	p. 114
G - Enzymologie.....	p. 114
II - Glucides.....	p. 115
A - Réaction de Hotchkiss-McManus.....	p. 115
B - Réaction de Thiéry (1967).....	p. 116
III - Lipides.....	p. 116
IV - Discussion.....	p. 116
V - Conclusion.....	p. 119
<u>CHAPITRE VII - NEUROHUMEURS ET MONOAMINES BIOGENES. COMPARAISON</u>	
<u>AVEC D'AUTRES ANNELIDES.....</u>	p. 121
<u>MATERIEL ET TECHNIQUES.....</u>	p. 123
I - Répartition du matériel fluorescent dans le système nerveux des <u>Nereis</u>	p. 124
A - Système nerveux central.....	p. 124
1) Ganglion sus-oesophagien.....	p. 124
2) Ganglion sous-oesophagien et chaîne nerveuse..	p. 125
B - Système nerveux périphérique.....	p. 125
C - Contrôles.....	p. 126
II - Relations entre les observations réalisées aux microsco- pes photonique, électronique et à la lumière de Wood....	p. 128

III - Discussion (comparaison avec d'autres Annélides).....	p. 129
A - Répartition et principales caractéristiques cyto- des neurones logiques élaborant des monoamines biogènes.....	p. 130
1) Microscope à lumière ultra-violette.....	p. 130
2) Microscopie électronique.....	p. 131
B - Nature chimique des monoamines biogènes dans le système nerveux des Annélides.....	p. 132
C - Rôles éventuels des monoamines chez les Annélides..	p. 135
IV - Conclusion.....	p. 137

<u>DISCUSSION GENERALE - SIGNIFICATION PHYSIOLOGIQUE DES TYPES</u> <u>CELLULAIRES DECRITS. COMPARAISON AVEC D'AUTRES</u> <u>ANNELIDES. CONCLUSION.....</u>	p. 139
------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	--------

AVANT-PROPOS

A l'heure de remercier tous ceux qui m'ont encouragée et aidée au cours de ces années de recherches, qu'il me soit permis d'exprimer ici ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur M. DURCHON, Directeur du Laboratoire de Biologie animale de la Faculté des Sciences. Sa grande connaissance en Endocrinologie, son autorité en matière de Biologie expérimentale, m'ont permis de mener à bien ce travail. Qu'il veuille bien trouver dans ce mémoire le témoignage de ma respectueuse reconnaissance.

Il m'est agréable d'exprimer mes vifs remerciements à mon premier Professeur de Biologie Animale, Monsieur R. DEFRETIN, Doyen de la Faculté des Sciences de Lille. Ses conseils m'ont toujours été d'un précieux secours ; le matériel qu'il m'a transmis a facilité la réalisation de la partie de ce mémoire consacrée à l'étude d'histologie comparée. Je lui suis également reconnaissante pour l'excellent accueil qu'il m'a toujours réservé au Laboratoire de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux.

Je tiens à remercier Monsieur le Professeur E. VIVIER qui a très aimablement accepté de faire partie de mon Jury de Thèse. C'est à lui que revient le grand mérite d'avoir créé le service de microscopie électronique grâce auquel ce travail a pu être réalisé. Qu'il soit assuré de ma profonde reconnaissance.

Monsieur le Professeur R. COUTEAUX, Directeur du Laboratoire de Cytologie de la Faculté des Sciences de Paris, m'a fait le grand honneur de s'intéresser à mes recherches et de m'initier aux techniques cytologiques relatives au système nerveux. Ma satisfaction serait grande s'il pouvait trouver dans ce travail quelque intérêt. Je le prie d'accepter l'assurance de mon admiration et l'expression de ma vive gratitude.

Monsieur M. GABE, Directeur de Recherches au C.N.R.S., a suivi mes travaux avec beaucoup de bienveillance. Sa haute compétence en matière de techniques histologiques et sa rigueur dans l'interprétation des résultats obtenus ont été de précieux stimulants. Je le prie de croire à ma profonde reconnaissance.

Monsieur G. BISERTE, Professeur à la Faculté de Médecine de Lille et Directeur de l'Institut de Recherches sur les Protéines, et Mademoiselle CARIDROIT, Enseignante à la même Faculté, ont eu l'extrême obligeance de consacrer une partie de leur temps à la recherche des monoamines biogènes chez les Nereidae. Je tiens à leur exprimer mes vifs remerciements.

Monsieur le Professeur J. BARRY, Directeur du Laboratoire d'Histologie de la Faculté de Médecine de Lille, a eu l'amabilité de mettre à ma disposition le matériel permettant la réalisation des techniques de fluorescence. Que cette Thèse soit l'occasion de lui exprimer ma reconnaissance.

Il m'est particulièrement agréable d'adresser mes remerciements à Mademoiselle M. WAREMBOURG, Assistante à la Faculté de Médecine de Lille. Durant plusieurs années, sa collaboration que j'aurais aimé voir se poursuivre, a été une aide précieuse dans la réalisation de cette étude. Qu'elle trouve ici l'expression de mon profond attachement.

Monsieur LAZARECKI et Madame OGER, photographes, Madame DESCAMPS, Secrétaire, Mesdames MEUNIER et CAZE, techniciennes, Monsieur HIMPENS, dessinateur au C.N.R.S. m'ont apporté une aide particulièrement efficace dans la préparation matérielle de ce travail. Je tiens à leur exprimer mon amicale reconnaissance.

Qu'il me soit également permis de remercier ceux dont les conseils, les encouragements de tous les jours et la grande compréhension m'ont été particulièrement précieux. Que mon mari, mes parents et mes beaux-parents trouvent dans cette Thèse le témoignage muet de ma très profonde gratitude.

INTRODUCTION

Depuis le siècle dernier, de nombreux travaux ont été effectués sur le système nerveux central des Nereidae, sur le ganglion sus-oesophagien en particulier.

La morphologie en a été décrite pour la première fois par QUATRE-FAGES (1865). HOLMGREN (1916), dans une très belle étude comparative, discute les résultats d'un certain nombre d'auteurs dont CLARPEDE (1865), RETZIUS (1895), RACOVITZA (1896) et HAMAKER (1898) et établit une terminologie encore très usitée. Ce sont, en effet, les descriptions données par cet auteur et par HANSTROM (1927, 1928) qui servent actuellement de base à toute étude histologique du ganglion sus-oesophagien. La nomenclature de SMITH (1957) relative à la chaîne nerveuse est généralement employée.

Les études expérimentales (pour la bibliographie cf. DURCHON, 1962 et 1967 ; HAUENSCHILD, 1965 b ; CLARK, 1966 et PORCHET, 1970) ont apporté des preuves décisives relatives à l'influence hormonale du ganglion sus-oesophagien sur la maturation des produits génitaux, l'épitoque et la régénération caudale.

La découverte par B. SCHARPER (1936, 1937) et SCHAEFER (1939) de cellules nerveuses d'aspect glandulaire ("Drüsenervenzellen") laissait présager la fonction endocrine de certains neurones du ganglion sus-oesophagien. Bien plus, dès 1952, BOBIN et DURCHON signalaient la présence, au niveau de la gouttière infracérébrale, d'un complexe cérébro-vasculaire où pourrait s'effectuer le passage, du système nerveux dans le sang, du ou des facteurs hormonaux. Depuis, des cellules peut-être appelées parfois abusivement neurosécrétrices, si l'on tient compte de la terminologie de KNOWLES et BERN (1966), ont été observées au microscope optique dans le ganglion sus-oesophagien des Nereidae (DEFRETIN, 1952 à 1959 ; CLARK et BONNEY, 1960 ; HAUENSCHILD et FISCHER, 1962 ; HÉRIANT-MEEWIS et VAN DAMME, 1962 b ; TAKEUCHI, 1965) ; la seule étude réalisée en microscopie électronique est récente (GOLDING, 1967 c).

Au niveau de la chaîne nerveuse, des processus neurosécrétoires ont été observés essentiellement chez les Oligochètes et les Hirudinées. Chez les Polychètes, peu de travaux ont été faits sur ce sujet. HÉRIANT-MEEWIS et VAN DAMME (1962 a) ont décrit chez Nereis diversicolor O.F. Müller, des

cellules vraisemblablement neurosécrétrices rappelant le type "c" de B. SCHARRER (1936). DEFRETIN (1952) s'est plus particulièrement attaché à l'étude comparée de la sécrétion de polyosides chez plusieurs Nereidae.

Etant donné l'importance des fonctions endocrines démontrées expérimentalement chez les Nereidae, il nous a semblé intéressant de rechercher, avec les méthodes actuelles appliquées à l'étude des sécrétions neuronales (techniques de coloration en microscopie optique et utilisation du microscope électronique, par exemple), les sources et la nature éventuelle des facteurs hormonaux ou humoraux (cf. terminologie de B. SCHARRER, 1969) impliqués dans les différents processus. L'objet de notre travail a porté essentiellement sur le ganglion sus-oesophagien d'une Nereis (N. pelagica L.) mais des comparaisons ont été effectuées non seulement avec la chaîne nerveuse du même ver mais avec d'autres Nereidae, voire d'autres Annélides ayant vécu dans des conditions physiologiques normales ou expérimentales.

La première partie de ce mémoire sera consacrée à l'étude morphologique du système nerveux central et du complexe cérébrovasculaire des Nereidae. Dans la seconde partie, seront envisagées la nature du matériel sécrétoire et la signification physiologique des différents types cellulaires décrits.

MATERIEL, TECHNIQUES

ET TERMINOLOGIE.

MATERIEL

Les animaux d'âge et de sexe différents ont été récoltés à diverses périodes de l'année, soit à Wimereux et triés au Laboratoire de Biologie Maritime, soit à Luc-sur-Mer. Notre travail a porté essentiellement sur une espèce ne présentant pas d'épitoque (Nereis diversicolor O.F. Müller) et sur d'autres Nereidae, N. pelagica en particulier, et, beaucoup plus accessoirement, sur Eunereis longissima Johnston, Nereis irrorata Malmgren, Perinereis cultrifera Grube, Platynereis dumerilii Aud. et Milne Edw.. Un élevage (ab ovo) de N. pelagica a été réalisé au Laboratoire de Biologie Animale de Lille.

TECHNIQUES

Pour conserver le nombre maximal de connexions nerveuses et pouvoir observer l'organe in situ, ce sont des têtes entières de Nereis (auxquelles avait souvent été laissé accolé le premier métamère) qui ont été fixées et coupées en vue de l'examen histologique du ganglion sus-oesophagien. Lors de la décapitation, la rétraction de la trompe est généralement suffisamment importante pour que cette dernière puisse être supprimée avant toute fixation. Les ganglions de la chaîne nerveuse ont été étudiés sur des tronçons de Nereis (2 à 3 métamères) prélevés dans les régions antérieure, moyenne et postérieure du corps.

Nous envisagerons successivement les techniques générales propres aux microscopies photonique et électronique ; les détails des méthodes particulières seront donnés au début du chapitre intéressé.

Microscopie photonique. Le liquide de Bouin-Hollande dépourvu d'acide acétique a été l'agent fixateur le plus souvent employé. Après passage de 24 à 48 heures dans de l'alcool butylique normal, les pièces, incluses dans de la paraffine à point de fusion égal à 58°C, ont été sectionnées en coupes transversales ou horizontales de 5 à 7 μ d'épaisseur. La bonne visualisation des produits de sécrétion étant recherchée avant toute autre chose, la méthode de coloration par la fuchsine paraldéhyde (GABE, 1953) avec colorant de fond selon HALMI (1952), variante de CLARK (1955), a été fréquemment utilisée.

Microscopie électronique. L'emploi de glutaraldéhyde à concentration relativement élevée (6,5 %) dans le tampon phosphate de Sørensen 0,2 M (pH 7,2) s'est avéré assez satisfaisant pour la fixation du ganglion sus-oesophagien.

Les figures obtenues au niveau de la chaîne nerveuse après utilisation du même liquide fixateur sont par contre décevantes ; la faible épaisseur de la barrière conjonctive entourant cette partie du système nerveux central en est peut-être la cause. Après lavage dans plusieurs bains de sucrose tamponné, les pièces ont été postfixées par une solution à 1 % de tétroxyde d'osmium dans un tampon à 0,2 M et incluses en Epon 812. Les coupes réalisées à l'ultramicrotome Porter-Blum MT 1 ont été contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb préparé selon REYNOLDS (1963) et observées au microscope électronique Siemens Elmiskop 1.

Pour le repérage des différents noyaux ganglionnaires, des coupes semi-fines ont été observées directement au microscope à contraste de phase ou, plus rarement, colorées avant l'examen par une solution de bleu de toluidine.

TERMINOLOGIE

La plupart des vocables utilisés seront définis dans les prochains chapitres. Il convient toutefois de signaler dès maintenant que, pour faciliter la lecture, les termes impropres de ganglion cérébral et de cerveau en particulier seront souvent substitués à celui de ganglion sus-oesophagien. L'expression "fuchsinophile" sera réservée au seul matériel présentant une affinité tinctoriale pour la fuchsine paraldéhyde. Les termes de neurosécrétion d'une part, de neurohumeurs et neurohormones d'autre part, seront employés dans le sens défini respectivement par KNOWLES et BERN (1966) et par B. SCHARRER (1969).

PREMIERE PARTIE :

MORPHOLOGIE DU SYSTEME NERVEUX CENTRAL ET DE

LA GLANDE INFRACEREBRALE DES NEREIDAE.

Dans cette première partie, seront étudiées la morphologie (anatomie et cytologie) du ganglion sus-oesophagien et de la région infracérébrale puis celle de la chaîne nerveuse. Les types cellulaires observés dans ces deux régions du système nerveux central seront ensuite comparés.

CHAPITRE I

ANATOMIE DU GANGLION SUS-OESOPHAGIEN

I - HISTORIQUE

Comme nous l'avons signalé dans l'introduction de ce mémoire, la description la plus ancienne du cerveau des Nereidae remonte à 1865 (QUATREFAGES). En 1896, RACOVITZA décrit le lobe céphalique comme une formation "vaguement triangulaire aux angles très arrondis" ; c'est, selon l'auteur, "un petit coussinet assez épais, plus étroit que les segments du corps et qui paraît reposer sur deux gros appendices ventraux". Pour HAMAKER (1898), le cerveau des Nereidae a une forme à peu près trapézoïdale dont la paire d'yeux antérieurs marque l'extrémité du côté le plus large et les yeux postérieurs l'extrémité du côté le plus court". Les descriptions ultérieures d'HOLMGREN (1916), de BOBIN et DURCHON (1952, 1953) et de DEFRETIN (1952, 1953, 1955, 1956) relatives respectivement à N. diversicolor, Perinereis cultrifera, N. irrorata, ont confirmé cet aspect morphologique. RICHARD (D.E.S., 1964) a retrouvé cette forme trapézoïdale plus ou moins allongée chez la plupart des espèces qu'il a étudiées : Perinereis marioni, N. diversicolor, N. irrorata, N. fucata, N. longissima et N. pelagica. Cet auteur signale néanmoins une exception chez Leptonereis glauca : les ganglions cérébroïdes présentent des cornes antérieures et des masses ganglionnaires relativement isolées postérieurement ; l'ensemble rappelant la forme en "navette" du cerveau de Nephtys (CLARK, 1959).

Les premières études histologiques du ganglion sus-oesophagien datent du siècle dernier. Dès 1868, EHLERS décrit l'existence, dans le lobe céphalique, d'une zone centrale "ponctuée" (Punktsubstanz) différente des cellules ganglionnaires périphériques. Il est bien connu actuellement que le système nerveux central des Annélides et des Nereidae en particulier (BULLOCK et HORRIDGE, 1965) comprend,

d'une part, un centre fibreux formé par le neuropile où s'effectuent de nombreuses connexions synaptiques et par des tractus ou faisceaux constitués de fibres ne présentant pas de collatérales terminales ni de terminaisons synaptiques,

d'autre part, un anneau de corps cellulaires entourés par de la névroglie, elle-même limitée extérieurement par une zone conjonctive peu épaisse et par le peritoneum.

TABLEAU I

Nerfs du ganglion sus-oesophagien (HOLMGREN, 1916) et racines du collier périoesophagien (HOLMGREN, 1916 ; HANSTRÖM, 1927, 1928).

	Position des racines nerveuses	Numéro des nerfs	Aire innervée
Nerfs	antérieure et médiane	I II	région médiane du prostomium et proboscis antenne
	antérolatérale	III IV V - IX	{ région antérolatérale du prostomium palpe
	Latérale et postérieure	X XI XII-XIV XV XVI	oeil antérieur oeil postérieur aire latérale du prostomium organe nuchal épiderme latérodorsal
Racines du C P Oes.	3, selon HOLMGREN ; les 2 premières dorsales, la troisième ventrale 2, selon HANSTRÖM ; la première ventrale, la deuxième dorsale		

C P Oes., collier périoesophagien.



Nous envisagerons successivement les principales descriptions :

A - des fibres nerveuses (nerfs, commissures et racines du collier périoesophagien),

B - des noyaux ganglionnaires,

puis C - les théories relatives à une segmentation éventuelle du cerveau.

A - FIBRES NERVEUSES

1) Nerfs

Les descriptions des nerfs cérébraux ont donné lieu à des controverses. C'est toutefois la nomenclature de HOLMGREN, parfaite par HANSTRÖM (1927, 1928) et devenue classique, qui sera seule exposée ici (Figures 1, 2, 4 et 5). HOLMGREN a étudié plus particulièrement N. diversicolor. Il distingue, chez cette espèce, seize paires de nerfs répartis en trois catégories : les nerfs antérieurs et médians, les nerfs de la région antérolatérale du cerveau et les nerfs latéraux et postérieurs (Tableau I). La succession s'établit de la manière suivante :

nerfs antérieurs et médians,

I, nerfs médians du prostomium (moteurs et sensitifs), innervent également le proboscis,

II, nerfs antennaires immédiatement latéraux aux précédents qui, dès la base, se ramifient en une branche (II b ab) se dirigeant vers la région dorsale du prostomium (sensitifs),

nerfs de la région antérolatérale du cerveau,

III, nerfs commençant par un organe sensoriel caractéristique (RETZIUS, 1895) situé entre le prostomium et le bord dorsal et médian du palpe (sensitifs),

IV, nerfs s'étendant vers le bord latéral du prostomium (moteurs),

V, nerfs essentiellement sensitifs mais avec des faisceaux moteurs, se divisant le plus souvent en trois au niveau de la partie médiane du palpe,

VI, grands nerfs palpaux,

VII, nerfs palpaux dorsaux,

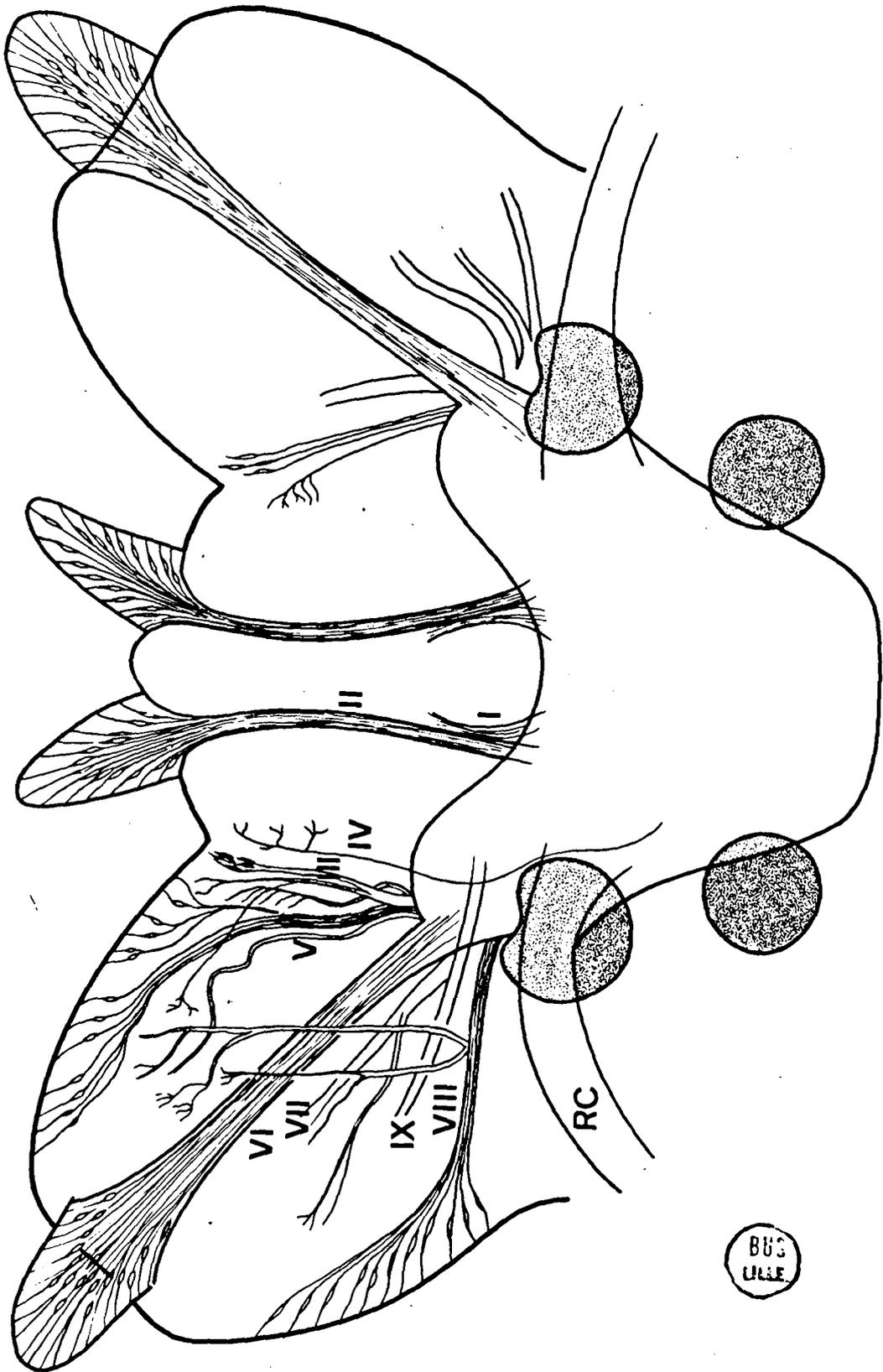
VIII, nerfs palpaux latéraux,

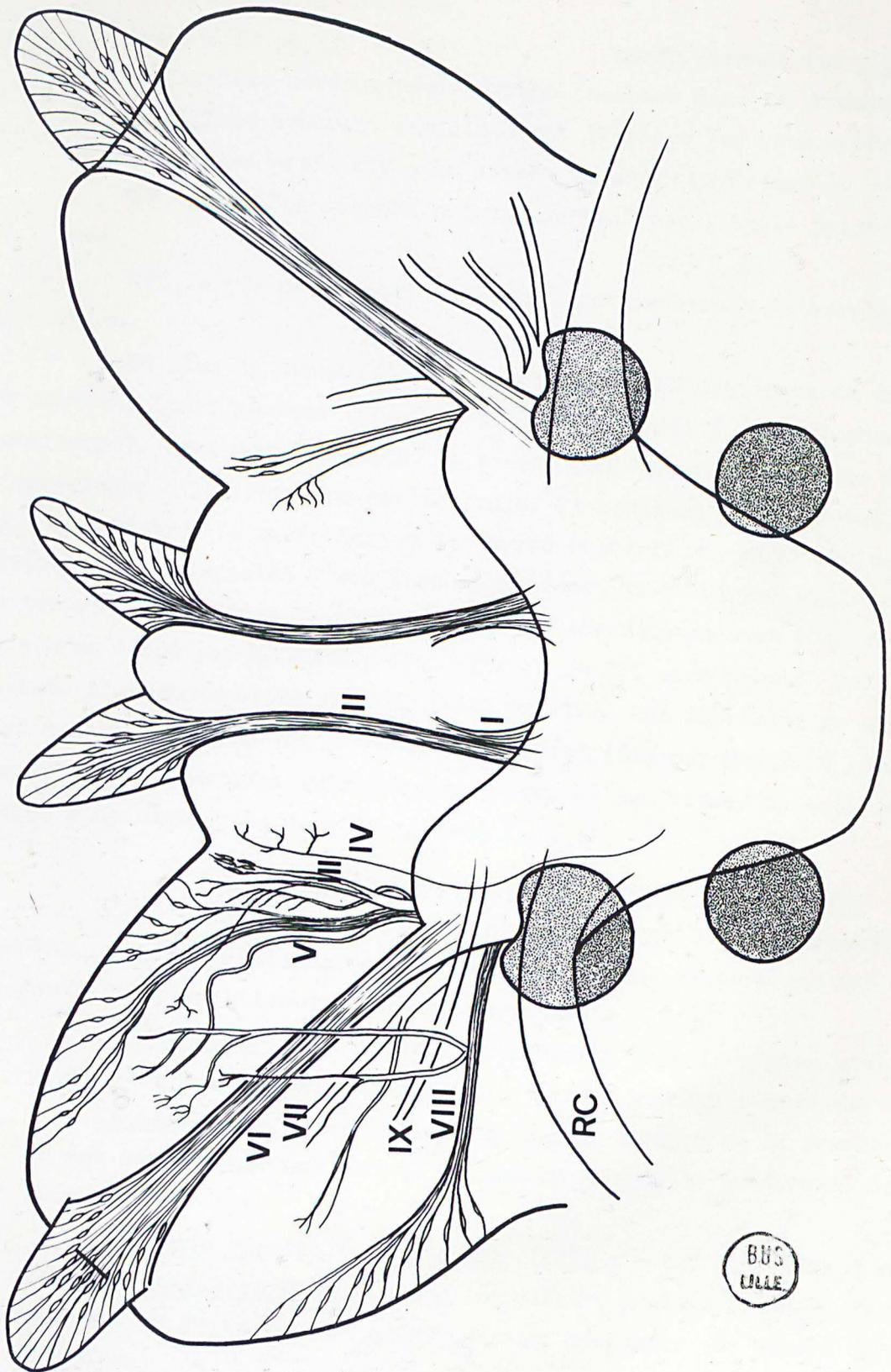
IX, nerfs palpaux dont la racine est située ventralement,

Figure 1

- Racines et trajets des nerfs (I-IX) de la région antérieure du ganglion sus-oesophagien
 - I : nerf médian du prostomium,
 - II : nerf antennaire,
 - III-IV : nerfs situés entre le prostomium et le palpe ; le nerf III commence par un organe sensoriel (RETZIUS, 1895)
 - V-IX : nerfs palpaire.

- RC, racine du collier périoesophagien.
- Les deux paires d'yeux ont été représentées au bord du cerveau
- (Schéma simplifié, d'après HOLMGREN, 1916).





nerfs latéraux et postérieurs du cerveau.

X et XI, nerfs optiques,

XII, XIII et XIV (Figure 2), nerfs formant des plexus en liaison avec le système nerveux périphérique localisé dans le prostomium (les nerfs XII et XIII se trouvent immédiatement derrière les yeux antérieurs et postérieurs ; les nerfs XIV sont situés au bord postérieur du cerveau),

XV, nerfs des organes nucaux sortant par l'angle postérieur du cerveau,

XVI, nerfs se rendant de l'aire postérodorsale du cerveau vers l'arrière.

En plus de ces différents nerfs, HOLMGREN distingue de chaque côté du cerveau, trois racines (XV, XVI, XVII) au connectif périoesophagien (Schlundkommissure). Deux sont dorsales, la racine postérieure étant plus épaisse que l'antérieure ; la troisième est ventrale. Il convient de noter ici une erreur de l'auteur dans la numérotation des nerfs postérieurs et des racines du collier périoesophagien appelés d'une façon identique (XV-XVI). Par ailleurs, si dans le texte, seize paires de nerfs autres que les racines sont bien décrites, sur le schéma donné par HOLMGREN, les nerfs XV et XVI sont annotés selon la nomenclature plus ancienne de HAMAKER (XIII et XIV). Ces imprécisions qui ont donné lieu à des confusions ont toutefois été rectifiées par HANSTRÖM (1927, 1928). Les principales données relatives aux nerfs et aux racines du collier périoesophagien sont rapportées dans le tableau I.

2) Commissures et racines du collier périoesophagien

Des caractéristiques morphologiques du neuropile décrites par HOLMGREN, nous ne mentionnerons ici que l'important système des six commissures qui permet l'orientation des racines nerveuses :

la commissure I, localisée entièrement dans la région antérieure du neuropile, est constituée en majeure partie par des fibres des nerfs I,

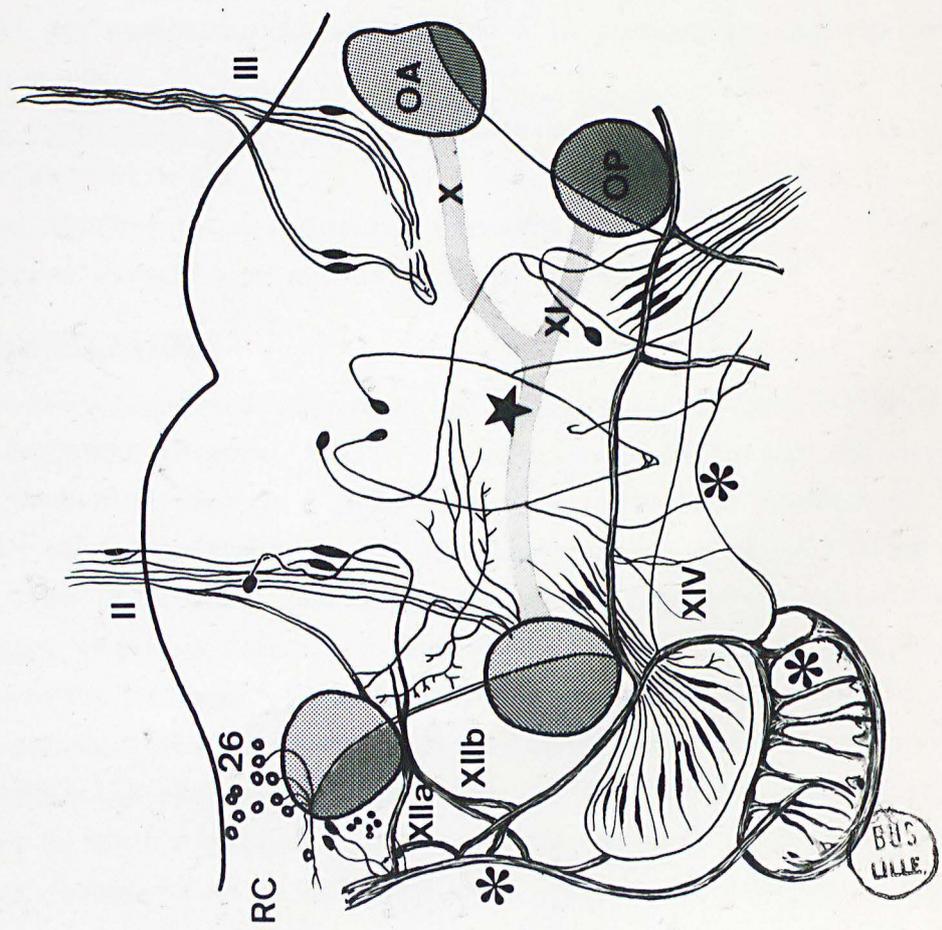
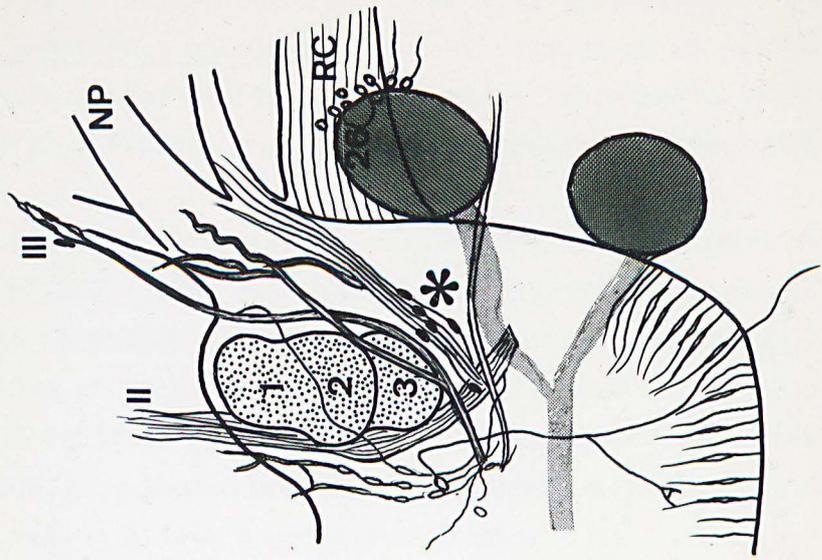
la commissure II est située un peu en arrière de la première ; elle en est séparée par une couche épaisse de névroglie renfermant des fibres nerveuses,

la grande commissure des palpes (III) s'étend loin vers l'arrière,

la commissure IV appartient au collier périoesophagien (Schlundkommissure) et forme au bord postérieur du neuropile une courbe convexe vers l'arrière,

Figure 2-

- Racines et trajets de quelques nerfs du ganglion sus-oesophagien visualisés par le bleu de méthylène.
- Chiffres arabes, noyaux ganglionnaires 1, 2, 3 et 26 ; chiffres romains, nerfs II à XIV ; OA, OP, oeil antérieur, oeil postérieur ; NP, nerfs palpaires ; RC, racine du collier périoesophagien.
- Remarquer :
 - a) sur la figure du haut, la position du noyau 26,
celle du centre moteur (astérisque) ;
 - b) sur la figure du bas, les plexus (astérisques) formés par les nerfs XII et XIV,
la position de la commissure optique (étoile).
- (Schéma simplifié, d'après HOLMGREN, 1916).



la commissure optique est localisée dorsalement, loin vers l'arrière, non loin de la région supérieure des yeux postérieurs,

la commissure nucale se situe au-dessous et en arrière de la précédente. Elle se caractérise par une masse fibreuse de texture très fine et beaucoup plus épaisse que celle des autres commissures du cerveau.

Le nombre des racines du collier périoesophagien a été discuté.

BULLOCK et HORRIDGE (1965) se référant aux travaux d'histologie comparée de HANSTRÖM et de GUSTAFSON (1930) en particulier n'en mentionnent que deux paires; la première et la deuxième sont, contrairement à l'opinion de HOLMGREN, respectivement ventrale et dorsale et émergent du cerveau antérieur et moyen. Selon GUSTAFSON, chez toutes les Polychètes errantes, chacune des deux paires est directement reliée à deux commissures (Figure 3) :

la commissure ventrale des racines antérieures est la plus antérieure, la commissure dorsale des mêmes racines est voisine ; ces deux commissures traversent le cerveau antérieur ;

la troisième commissure appartient aux racines postérieures ; dorsale, elle est immédiatement postérieure à la commissure optique dans le cerveau moyen ;

la commissure ventrale des racines postérieures est localisée dans le cerveau postérieur.

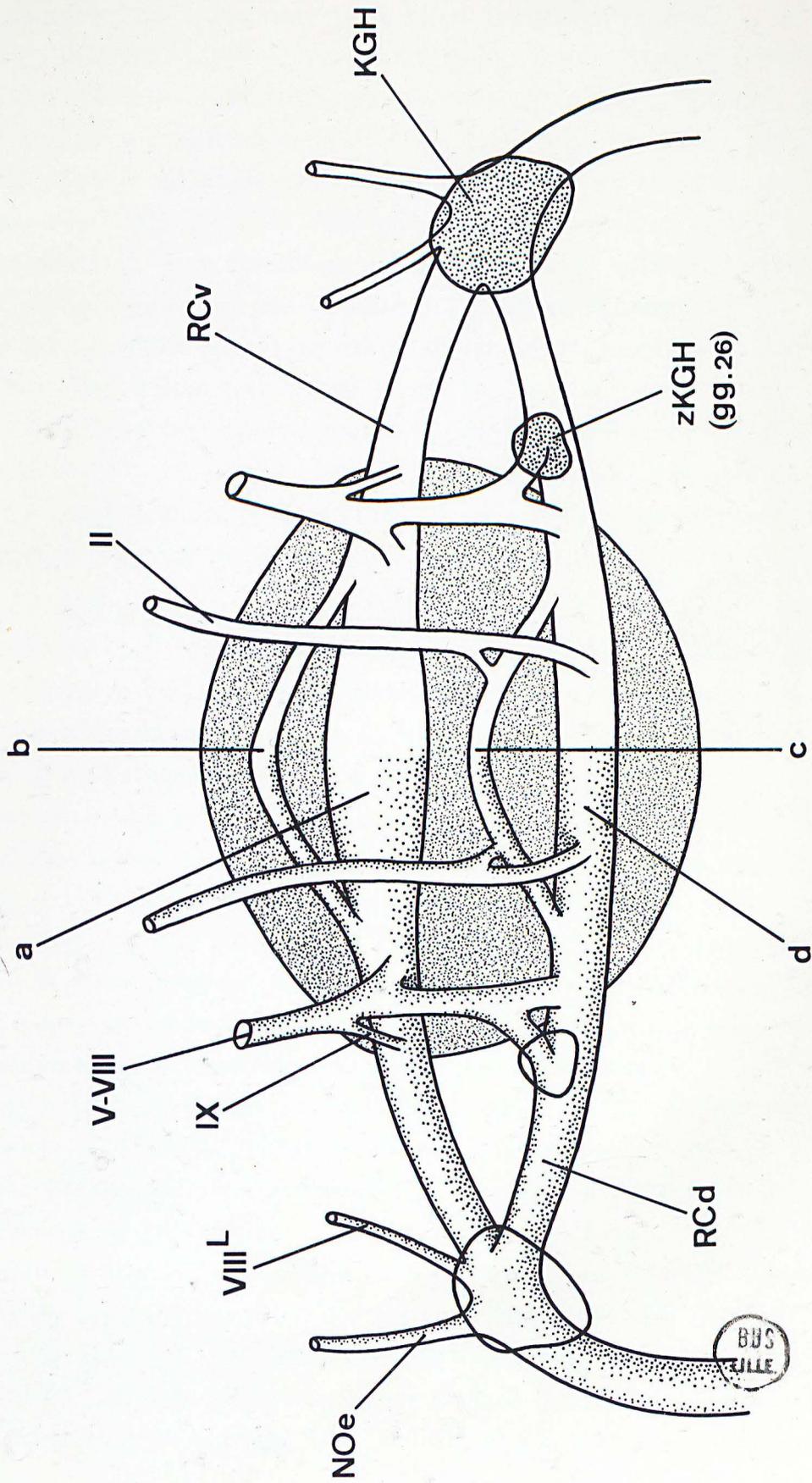
Ces différentes commissures seraient, selon BULLOCK et HORRIDGE, plutôt des aires synaptiques que de simples tractus.

B - NOYAUX GANGLIONNAIRES

La localisation des groupes cellulaires a été particulièrement bien étudiée par HOLMGREN (Figure 4). Pour sa reconstitution, cet auteur a utilisé des coupes sériées de 5 μ d'épaisseur ; diverses techniques de coloration par le bleu de méthylène ou d'imprégnation par l'or ou l'argent lui ont permis de suivre la plupart des trajets axonaux. Les grands exemplaires des N. diversicolor étudiées forment un matériel de choix car les groupes de neurones sont souvent nettement plus individualisés que chez les petits animaux où ils sont serrés étroitement et difficilement limitables. Dans son travail, HOLMGREN discute les résultats avancés par les auteurs précédents dont les terminologies ne sont d'ailleurs plus que très rarement utilisées à l'heure actuelle. Les descriptions de HOLMGREN sont pleines d'intérêt mais, malgré les photographies et les très beaux schémas, l'illustration de la reconstitution

Figure 3

- Partie centrale du système nerveux des Nereis (vue dorsale).
- Chiffres romains, racines des nerfs II, V, VIII et IX ;
- a et b, commissures ventrale et dorsale des racines antérieures ventrales (RCv) du collier périoesophagien ;
- c et d, commissures dorsale et ventrale des racines postérieures dorsales (RCd) du collier périoesophagien ;
- KGH, "Kommissuralganglion" décrit par HAMAKER ;
- NOe, nerf oesophagien ;
- zKGH, "zerebrales Kommissuralganglion" (noyau ganglionnaire 26) décrit par HOLMGREN.
- (Schéma combiné d'après les données de HAMAKER, 1898 ; HOLMGREN, 1916 ; BINARD et JEENER, 1928 ; GUSTAFSON, 1930 ; CRRHAGE, 1966 ; d'après CRRHAGE, 1966).



relative en particulier à la région postérieure du cerveau est incomplète et donne souvent lieu à des interprétations multiples (HANSTRÖM, 1927, 1928 (Figure 5) ; DEFRETIN, 1956 ; CLARK et BONNEY, 1960 ; HERLANT-MEEWIS et VAN DAMME, 1962b; HAUENSCHILD et FISCHER, 1962 ; TAKEUCHI, 1965 ; GOLDING, 1967c) dont certaines seront confrontées avec nos résultats à la fin de ce chapitre (II B). HOLMGREN signale la présence, dans chaque moitié du cerveau, de 26 groupes de neurones dont très peu sont fusionnés avec la formation symétrique par rapport au plan sagittal pour former un groupe cellulaire unique, impair.

La succession des groupes cellulaires (Figure 4) appelés ganglions par HOLMGREN mais auxquels GABE (inédit) conseille de réserver le nom de noyaux ganglionnaires, s'établit de la façon suivante : les 3 premiers, d'aspect particulier, sont dénommés globuli et numérotés (1-3) ; parmi les 23 restants (4-26), le dernier (26 ; "ganglion optique" des anciens auteurs) aurait une signification particulière. Nous résumons les données auxquelles nous nous référerons lors de notre étude cytologique.

Les noyaux ganglionnaires 1, 2, 3, dont le nom et l'individualisation varient avec les auteurs et les espèces étudiées (Tableau II), sont formés des plus petites cellules ganglionnaires, très chromatiques. Les 3 globuli, largement associés, sont situés dans la partie la plus antérieure du cerveau et se suivent dans l'ordre de l'avant vers l'arrière ; le premier est plus ventral et médian que le moyen et le postérieur, lesquels sont localisés à peu près dans un même plan et plus ou moins fusionnés. Les globuli 1 et 2 possèdent chacun un pédoncule ("stiele" I et II) tandis que le globulus III en a deux ("stiele" IIIa et IIIb). Les pédoncules I et II se dirigent d'abord vers les régions postéroinférieure et latérale, s'incurvent en un pédoncule commun (I + II). Ce dernier chemine en direction médiane, se courbe peu à peu vers la région dorsale et se termine par un bord interne arrondi encore visible avant qu'il ait atteint la ligne médiane du cerveau. Au niveau de la région convexe, près de la courbure, les pédoncules sont nettement associés au nerf palpaire (VI). Les préparations ne permettent pas d'interpréter la nature de cette association mais il apparaît néanmoins qu'à ce niveau une quantité de glomeruli (petites masses sphériques de texture plus serrée que la partie voisine du neuropile ; cf. BULLOCK et HORRIDGE p. 55) occupent une position immédiatement latérale aux pédoncules. Ce sont les "Palpenglomeruli". Des deux pédoncules du globulus 3, l'un (IIIa) est dorsal et étendu, l'autre (IIIb)

TABLEAU II

DONNÉES RELATIVES AUX NOYAUX GANGLIONNAIRES 1-3

Auteurs et espèces étudiées	Terminologie	Nombre	Autres caractéristiques
EHLERS, 1868	Nervenkerne		
ROHDE, 1887	Pilzhut		aucune liaison avec les antennes, les palpes, les yeux
HALLER, 1889	Tentakelganglion	1 paire	pas d'homologie entre les corps en forme de champignon du cerveau des Insectes et ceux des Annélides
<u>N. costae</u> <u>Lepidasthenia</u> <u>elegans</u>			
RETZIUS, 1895	Haufen grober Körner		
RACOVITZA, 1896	Antennalganglion et Palpenganglion	2 paires	selon HOLMGREN, les ganglions antennaire et palpaire correspondent respectivement au <u>globulus</u> 1 et aux <u>globuli</u> 2 et 3
HAMAKER, 1898	Mushroom bodies		homologie avec ceux des Arthropodes (Crustacés décapodes et Insectes)
<u>N. virens</u>			
HOLMGREN, 1916	<u>Globuli</u>	3 paires	pas d'homologie entre ces <u>globuli</u> et les figures décrites par BETHE chez <u>Carcinus moenas</u>
<u>N. diversicolor</u>			
HANSTRÖM, 1927, 1928	<u>Corpora pedunculata</u>	3 paires (<u>N. div.</u>) 2 paires (<u>N. pelagica</u>)	bien développés chez les Annélides errantes (Aphroditiens, Nereidiens) en particulier), absents chez la plupart des sédentaires. le développement en volume et en nombre est fonction des organes visuels et chimiorécepteurs Fonction d'association ; organes de relai.
Annélides			
RICHARD (1964)	<u>Corpora pedunculata</u>	3 paires mais les I et II parfois coalescents	Rapport <u>Corpora pedunculata</u> /Cerveau :
<u>P. cultrifera</u>			0,32
<u>P. marioni</u>			0,68
<u>N. diversicolor</u>		(<u>N. fucata</u> ,	0,57
<u>N. fucata</u>		<u>N. pelagica</u> ,	0,51
<u>N. pelagica</u>		<u>N. irrorata</u>)	0,45
<u>N. longissima</u>			0,47
<u>N. irrorata</u>			0,39
<u>Leptonereis glauca</u>			0,33
BULLOCK et HORRIDGE (1965)	<u>Corpora pedunculata</u>		homologie probable avec ceux des Arthropodes mais non avec ceux des Mollusques, Nemertes, etc...

1965
1964

est petit et ventral. Ceux-ci s'allongent en une courbe dirigée vers la région postéroventrale et leurs parties apicales fusionnées se terminent par une pointe assez aiguë. Malgré l'étude détaillée de ces noyaux ganglionnaires, HOLMGREN n'apporte aucune précision d'une valeur définitive sur la nature et la signification de ces globuli et de leurs pédoncules ;

le noyau ganglionnaire 4, situé dans la région antérieure et dorsale du cerveau, est grand, rond et pair mais s'associe avec son vis-à-vis sur la ligne médiane ; il est formé de grandes cellules piriformes,

les noyaux 5 - 7 bordent le neuropile latéralement et dorsalement ; le noyau 5 est latéral et recouvert dans la région antéromédiane par les globuli 2 et 3 ; le noyau 6, en partie latéral, est situé vers le haut du globulus 3 ; ce dernier noyau recouvre la partie antérieure du noyau 7,

le noyau 8 a une position dorsale au niveau de la région antérieure du globulus 3 ; dans la partie moyenne de ce dernier, son bord distal relie les deux noyaux suivants,

ceux-ci (9 et 10) sont allongés et divergent vers l'arrière, à partir du noyau 8 ; de par ce fait, la partie postérieure du noyau 10 s'approche de la ligne médiane du cerveau tandis que celle du 9 est relativement latérale,

le noyau ganglionnaire 11 est situé près du bord postérieur du noyau 10 ; il est petit et pair mais touche son vis-à-vis sur la ligne médiane,

le petit noyau 12, médian et impair, se trouve devant le noyau 11,

le noyau 13 est, de fait, un ganglion ventral mais n'est pas recouvert par d'autres noyaux ; petit, allongé, il s'étend latéralement, parallèlement au bord du neuropile, non loin de la sortie du nerf antennaire,

le noyau 14 est un grand noyau ventral, non recouvert latéralement par les noyaux dorsaux ; il est situé à la racine du nerf antennaire,

les noyaux 15 -17 forment, de l'extérieur vers l'intérieur, une rangée transversale ; le noyau 15, en majeure partie latéral et ventral, recouvre ventralement la partie basale du nerf nuchal ; le noyau 16 n'est pas décrit par HOLMGREN ; le noyau 17 est le plus grand des trois,

le noyau 18 est le noyau sensoriel du nerf nuchal (XV) tandis que,

le noyau 19 est le noyau sensoriel du nerf dorsoventral (XVI),

le noyau 20 est relié au noyau 17 par l'arrière ; il s'étend dans le noyau 19 avec deux appendices, l'un dorsal, l'autre ventral, plus grand,

le noyau 21, médian et dorsal, est le plus postérieur des noyaux impairs,

le noyau 22 est petit, postérieur, ventral, proche de la ligne médiane,

le petit noyau ventral 23 est situé dans la région antérieure du cerveau, entre le noyau 4 et les globuli,

les noyaux 24 et 25 sont ventraux, presque complètement recouverts par les globuli 2 et 3 ; le noyau 25 s'étend latéralement et vers l'arrière jusqu'au bord latéral du neuropile et s'associe dans cette région avec la partie latérale du noyau 6,

le noyau 26 est le "ganglion opticum" des auteurs. Il est situé immédiatement avant la racine ventrale du collier périoesophagien et diffère d'un individu à l'autre. Selon HOLMGREN, ce noyau ne doit son nom qu'à sa position et ne présente, en fait, aucune relation fonctionnelle avec l'oeil antérieur. Les neurones sont unipolaires et certains envoient leur axone dans la deuxième racine du connectif périoesophagien. C'est pourquoi HOLMGREN propose pour ce noyau ganglionnaire l'appellation de "cérébrale Kommissuralganglion".

C - THEORIES RELATIVES A LA SEGMENTATION DU CERVEAU

La distinction de plusieurs parties dans le ganglion sus-oesophagien a été proposée dès 1885 par PRUVCT. Cet auteur, de même que HATSCHKE (1891), considère que le "lobe céphalique" est formé de trois segments homologues aux segments somatiques, ayant chacun un centre nerveux. RACOVITZA (1896) compare un certain nombre d'Annélides (16 familles de Polychètes) et s'appuyant, à tort selon HOLMGREN, sur les travaux de KLEINENBERG (1886) relatifs à Lopadorhynchus, apporte des précisions au sujet de cette division. Les trois régions (palpaire, syncipitale et nucale) à fonctions nettement définies (respectivement : tactile et gustative, visuelle et tactile, olfactive) correspondent aux cerveaux antérieur, moyen et postérieur. HOLMGREN (1916) s'insurge contre cette distinction ne reposant que sur la répartition des couches cellulaires. Selon cet auteur, une division d'après la conformation du cerveau, selon la terminologie exacte (c'est-à-dire, ensemble formé par les ganglions sus- et sous-oesophagiens) est seulement praticable si l'on distingue deux zones comprenant

l'une, une partie du ganglion sous-oesophagien,

l'autre, le reste du cerveau.

Or, en tenant compte ensuite de la répartition des cellules ganglionnaires à la surface supérieure du cerveau, quatre parties hypothétiques pourraient comporter :

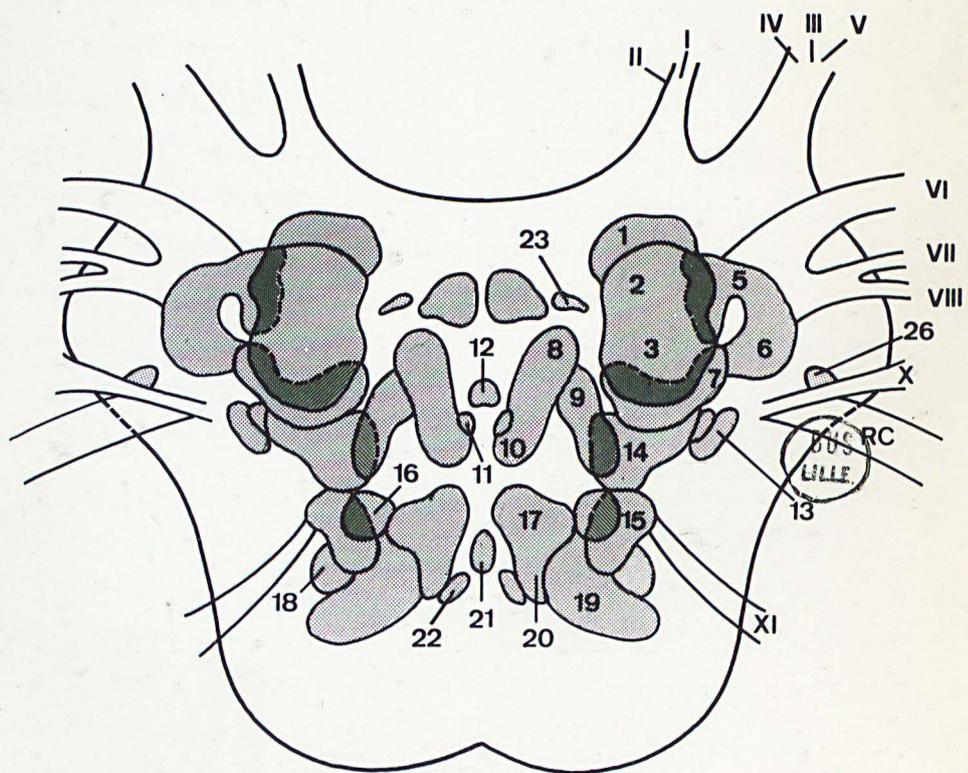
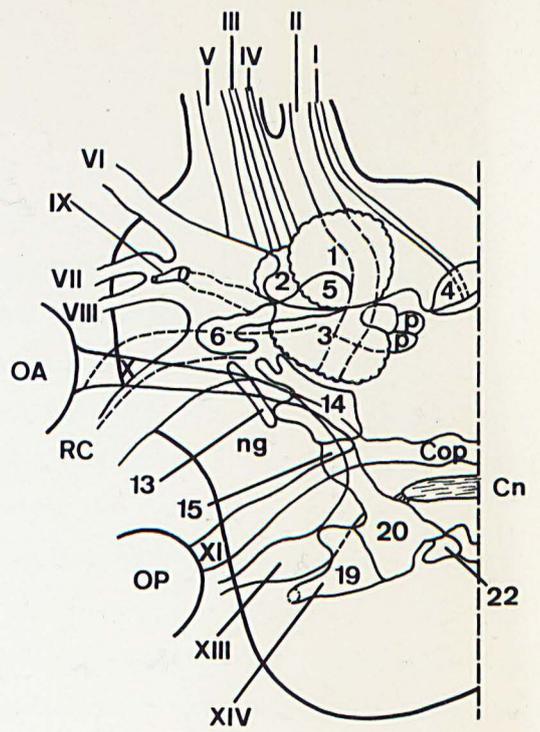
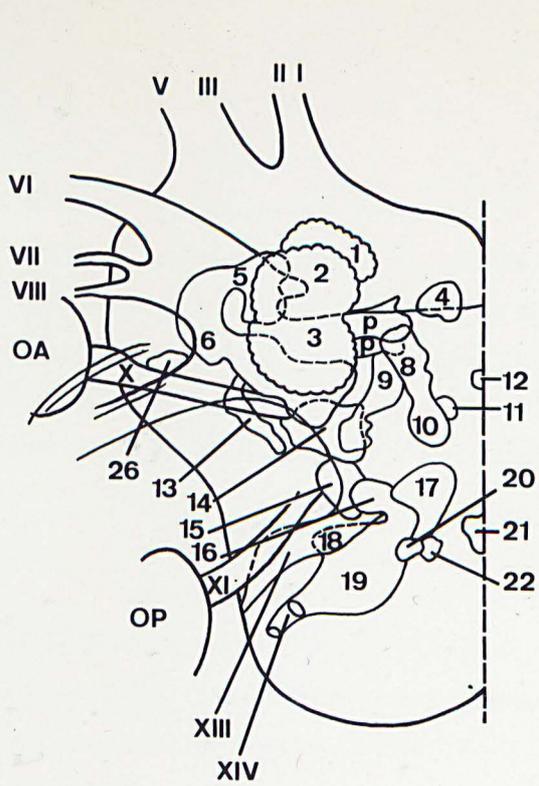
Figure 4 (schéma du haut)

- Nereis diversicolor. Disposition des noyaux ganglionnaires et des nerfs cérébraux (d'après HOLMGREN, 1916).
- Schéma de gauche, projection sur le plan ventral ;
- Schéma de droite, projection sur le plan dorsal ;
- Chiffres romains, nerfs ;
- Cn, Cop, commissures nucale et optique ;
- ng, névroglie ;
- OA, OP, oeil antérieur, oeil postérieur ;
- p, pédoncules des corpora pedunculata ;
- RC, racine du collier périoesophagien.

- N.B. : les nerfs annotés par l'auteur XIII et XIV correspondent, en fait, aux nerfs XV et XVI (cf. texte).

Figure 5 (schéma du bas)

- Nereis diversicolor. Reconstitution selon HOLMGREN, simplifiée par HANSTROM (1928).



une région du ganglion sous-oesophagien et
les régions des globuli,
des ganglions palpaires,
la région nucale.

En fait, l'étude détaillée des neurones telle que l'a réalisée HOLMGREN montre que ceux-ci ne suivent pas une telle division mais que les différentes parties du cerveau sont en relation étroite. Les globuli et les ganglions palpaires sont en particulier intimement liés. La commissure palpaire postérieure est située derrière la commissure optique et la commissure cérébrale du collier périoesophagien se trouve à peu près au-dessous de la commissure nucale. C'est pourquoi la division du cerveau selon RACOVITZA semble impossible à HOLMGREN. Les deux parties morphologiques du cerveau étant formées d'une part, par le ganglion sus-oesophagien, d'autre part, par les ganglions commissuraux et le ganglion sous-oesophagien,

HOLMGREN considère qu'une division plus poussée du ganglion sus-oesophagien, basée sur la connaissance des formes plus évoluées et tenant compte de la phylogénèse probable, est néanmoins possible. Celle-ci s'établirait de la façon suivante :

les régions dorsale et postérieure du cerveau avec les globuli, le système fibrillaire des yeux et le ganglion nucale formeraient la première partie (Protocerebrum),

les ganglions palpaires avec la masse des glomeruli palpaires et la commissure palpaire postérieure seraient la seconde (Deutocerebrum),

la troisième partie serait constituée par les ganglions commissuraux et le ganglion sous-oesophagien (Tritocerebrum).

Selon l'auteur, cette distinction complètement théorique, a l'avantage d'être valable pour tous les groupes descendant des Annélides.

Récemment, BULLOCK et HORRIDGE (1965) ont discuté les diverses hypothèses antérieures et ont pris position pour la distinction en trois cerveaux (antérieur, moyen et postérieur) correspondant respectivement,

aux centres palpaires et stomatogastrique et aussi aux racines antérieures de position ventrale du connectif périoesophagien,

aux centres antennaires et optiques, aux racines postérieures de position dorsale du connectif périoesophagien, au "ganglion optique" et aux corpora pedunculata (ou globuli),

aux centres nucaux.

Ces auteurs insistent néanmoins sur le fait que cette distinction ne correspond vraisemblablement pas non plus à une véritable segmentation ni à la fusion de trois segments préoraux hypothétiques.

II - OBSERVATIONS

Pour différencier les noyaux ganglionnaires et suivre les trajets axonaux, les têtes des Nereidae (N. diversicolor et N. pelagica en particulier) ont été préparées selon les techniques générales décrites précédemment (cf. "Matériel, Techniques et Terminologie"). Nous avons employé couramment les méthodes de coloration par la fuchsine paraldéhyde (avec colorant de HALMI, variante de CLARK) et par l'hématoxyline chromique de GOMORI et phloxine. La technique d'imprégnation à l'argent selon HOLMES (1947) a aussi été utilisée.

Le but de notre travail est de rechercher la signification des différents neurones, des cellules sécrétrices en particulier, des centres nerveux des Nereis. Ce n'est que dans la mesure où elle aidait à une meilleure compréhension de l'ensemble que la recherche des nerfs et des noyaux ganglionnaires décrits par HOLMGREN a été entreprise. Cet examen s'est d'ailleurs révélé délicat car les axones ne peuvent être qu'exceptionnellement suivis sur toute leur longueur et les groupes cellulaires, même chez les animaux âgés, sont toujours plus ou moins fusionnés. Les observations ont donc été poursuivies conjointement sur des coupes transversales et horizontales. Nous ne redonnerons pas ici une description détaillée mais mentionnerons uniquement les variations observées entre N. pelagica et N. diversicolor et les précisions que les techniques actuelles ont permis d'apporter aux données de HOLMGREN. Nous envisagerons successivement les nerfs et le neuropile puis les noyaux ganglionnaires.

A - NERFS. RACINES DU COLLIER PERIOESOPHAGIEN. COMMISSURES (Figure 7).

Les seize paires de nerfs décrits par HOLMGREN et HANSTRÖM ont été retrouvés. Certains ^{nerfs} sont partiellement visibles sur les planches 1-13 et 26.

Le nerf I, nerf médian du prostomium a bien pour origine le noyau 4 (Pl. 1, fig. o ; Pl. 4, fig. a ; Pl. 5, fig. a, b, c),

le nerf antennaire (II) a sa racine voisine des noyaux 7 et 13 en particulier et peut-être 15 (Pl. 1, fig. c ; Pl. 3 ; Pl. 11) et se ramifie à la sortie du cerveau, comme chez N. diversicolor,

le nerf III sort de l'organe sensoriel décrit par RETZIUS (Pl. 1, fig. c et d : Pl. 2, fig. d) mais semble être en relation beaucoup plus étroite avec le corps pédonculé 2 (globulus 2 de HOLMGREN) que ce l'a mentionné HOLMGREN (Pl. 4 et 5). Il en serait de même pour le nerf IV, nerf assez court qu'il est parfois difficile de différencier du nerf III, dans la partie proximale du verveau en particulier,

nerfs palpaires V - IX (Pl. 1 - 7 et 26) : les trois branches principales du nerf V sont présentes chez N. pelagica et leurs ramifications terminales au niveau de l'épiderme de la région basale et interne du palpe ont pu être visualisées par la technique d'imprégnation selon HOLMES (Pl. 1, fig. a et b). Il semble également bien établi que non seulement la racine de l'épais nerf VI mais encore celles des autres nerfs palpaires, V et VII en particulier, sont en relation avec les pédoncules des corpora pedunculata 1, 2 et peut-être 3 (Pl. 5, fig. d ; Pl. 6, fig. a) ; des glomeruli ont aussi été observés dans la région du neuropile voisine de cette zone de jonction. Les nerfs VIII et IX, de calibre plus petit, n'ont généralement pu être suivis que sur la partie proximale de leur trajet (Pl. 2, fig. a, b ; Pl. 6, fig. c, d). Les ramifications terminales des nerfs V et VI et peut-être des autres nerfs palpaires sont en relation avec des petits organes sensoriels supposés chimiorécepteurs dont l'infrastructure sera étudiée avec celle de l'organe nucal (chapitre III et Pl. 26),

les nerfs optiques X et XI entrent dans la commissure optique (Pl. 8, 9 et 42) ; l'aspect très clair et alvéolaire de cette dernière, dû à une texture très lâche, constitue un excellent point de repère dans l'étude des noyaux ganglionnaires médiodorsaux,

les nerfs XII, XIII et XIV, courts et de calibre très restreint, ne sont vraiment observables que sur des coupes horizontales traitées par l'argent (Pl. 2),

le nerf XV (Pl. 5, 12 et 26) se caractérise par le fait qu'il relie deux formations relativement bien individualisées dont l'infrastructure sera étudiée dans les chapitres II et III (noyau ganglionnaire 18 (dit nucal) localisé dans la partie latéroventrale du cerveau postérieur et organe nucal, épidermique),

le nerf XVI, comme le précédent, exerce une fonction essentiellement sensorielle. De texture lâche et d'une longueur très réduite, ce nerf unit les noyaux ganglionnaires 16, 19 et 20 à l'épiderme latérodorsal où des cellules sensorielles peuvent être observées (Pl. 9 et 13) ; la description de cette

région particulièrement intéressante est réalisée dans la suite de ce chapitre (B) et dans les chapitres II et III.

Les racines du collier périoesophagien, de même que les commissures situées dans le neuropile n'ont pas fait l'objet d'une étude approfondie.

Deux paires de racines (Pl. 2, 4, 6 et 7), la première ventrale et la seconde légèrement postérieure et plus dorsale, ont régulièrement été observées et ont servi de repère dans l'examen des noyaux ganglionnaires des régions latérales des cerveaux antérieur et moyen. Les commissures décrites par HOLMGREN chez N. diversicolor ont été retrouvées chez N. pelagica.

B - NOYAUX GANGLIONNAIRES (Figures 6, 7, 19 et 20)

Les observations relatives au neuropile et aux racines nerveuses ont facilité la recherche des différents noyaux ganglionnaires décrits par HOLMGREN. L'étude a porté sur diverses espèces de Nereidae mais surtout sur N. diversicolor, espèce examinée par HOLMGREN^{et} qui nous a servi de référence, et sur N. pelagica, observée par ailleurs en microscopie électronique. Comme HOLMGREN, nous avons choisi des animaux âgés chez lesquels les noyaux ganglionnaires sont mieux individualisés, quoique malheureusement toujours plus ou moins fusionnés aux noyaux voisins, ce qui rend leur interprétation délicate. Les différents noyaux observés chez N. diversicolor ont été représentés sur la figure 6. Nous n'en ferons pas une nouvelle description détaillée ; seules seront mentionnées des caractéristiques complémentaires et les divergences observées chez N. pelagica (Figure 7).

Les corpora pedunculata (Pl. 1 -12). Parmi les différentes classifications basées essentiellement sur la morphologie ou la fonction des neurones, l'une d'elles distingue de grandes ou de petites cellules respectivement riches ou pauvres en cytoplasme et pauvres ou riches en chromatine (cf. BULLOCK et HORRIDGE, 1965). Dans le tissu nerveux des Invertébrés, les petites cellules sont souvent groupées en masses couramment appelées globuli, terme également employé par HOLMGREN pour désigner les trois premiers noyaux ganglionnaires de N. diversicolor. Nous préférons utiliser le nom plus précis de corpora pedunculata proposé par HANSTRÖM dans sa description de ces masses cellulaires. Nous avons pu observer chez N. diversicolor, sur des coupes horizontales en particulier, les trois paires décrites par HOLMGREN. Chez N. pelagica, la distinction est plus délicate et HANSTRÖM lui-même a opté pour le chiffre de deux (cf. Tableau II). L'utilisation de photographies de coupes sériées, horizon-

tales ou sagittales et parasagittales, a permis toutefois de repérer (Pl. 4, 5, 6, 7, 11 et 12) le premier noyau ganglionnaire, nettement plus ventral et médian que les deux autres noyaux. Il semble que ce soit une certaine coalescence qui existe néanmoins entre les deux premiers noyaux qui ait entraîné la confusion. Ce début de fusionnement a été remarqué par RICHARD (1964) chez d'autres Nereidae (N. fucata, N. irrerata ; cf. Tableau II). Nous avons déjà signalé, lors de l'étude des nerfs, les relations importantes qui semblent exister, non seulement comme l'a décrit HOLMGREN entre les nerfs palpaire (VI en particulier) et les pédoncules des noyaux ganglionnaires mais encore entre les nerfs III et probablement IV et le deuxième corps pédonculé ; cette particularité renforce encore l'idée du rôle important joué par les corpora pedunculata et qui sera discutée à la fin de la seconde partie de ce mémoire.

Noyaux ganglionnaires 4 - 7 (Pl. 1, 3, 5, 7, 8 et 12). La position de ceux-ci est, chez N. pelagica, analogue à celle décrite chez N. diversicolor par HOLMGREN. Certaines cellules unipolaires du noyau médiodorsal 4, intéressantes sur le plan de la neurosécrétion, seront décrites dans le chapitre II. Il en sera de même pour des cellules bipolaires des noyaux 6 et 7 en particulier qui ont, en outre, la particularité d'être en relation avec des faisceaux nerveux, apparemment différents des nerfs palpaire décrits par HOLMGREN, et se dirigeant vers l'épiderme dorsal situé devant l'oeil antérieur à la base du palpe (Pl. 11).

Noyaux médiodorsaux 8 - 12 (Pl. 1, 3, 5, 7, 8, 11 et 42). Ces beaux noyaux sont formés d'une majorité de grands neurones unipolaires dont les axones peuvent être partiellement suivis dans le neuropile. Le noyau 9 s'étale d'une région relativement médiane jusqu'au bord latérodorsal du neuropile, succédant à ce niveau au noyau 7 ; le noyau 10 s'étend jusqu'au-dessus de la commissure optique, précédant à cet endroit, le noyau 17. Les noyaux 11 et 12, plus petits, sont souvent difficiles à dissocier.

Noyaux 13 - 15 (Pl. 1 - 13 et 42). Le noyau 13 est étiré latéralement ; il succède au noyau 6, voisine les noyaux 7 et 9 de position plus dorsale et précède le noyau 15. Ce dernier, moins long que le noyau 13 est également latéral mais s'étale aussi vers les bords latérodorsal et latéroventral du neuropile. Les noyaux 13 et 15 enveloppent respectivement les nerfs optiques antérieur et postérieur (X et XI). Le noyau 14 (Pl. 76) est facilement repérable car c'est l'un des rares noyaux situés sur le bord ventrolatéral du neuropile ; il est très grand et comporte d'énormes neurones présentant des caractères sécrétoires indubitables et qui seront décrits dans les chapitres

réservés aux études cytologiques et cytochimiques. C'est dans le noyau 14 qu'HOLMGREN situe le neurone 12 qu'il considère comme étant peut-être la plus belle cellule unipolaire du cerveau. Celle-ci, selon l'auteur, envoie des ramifications dans le collier périoesophagien et dans le nerf IV dont elle forme une fibre motrice.

Noyau 16 (Pl. 9 et 26). Celui-ci mérite d'être traité séparément car il est formé de petites cellules dont l'infrastructure même rappelle celle des cellules des corpora pedunculata (cf. Chapitre II). Il recouvre le bord latéro-dorsal du neuropile et voisine ainsi le noyau 17 plus médian, les parties moyenne et postérieure du noyau 15, les régions antérodorsales des noyaux 19 et 20. Le noyau 16 est en relation avec un nerf épidermique très court correspondant peut-être au nerf XIV ou à la partie antérieure du nerf XVI dont la texture est très lâche (Figures 19 et 20).

Noyaux 17 - 22 (Pl. 1 - 13 et 26). Ces noyaux, parmi lesquels se trouvent des cellules neurosécrétrices sensu stricto, ont été les plus étudiés depuis la découverte de ces dernières (B. SCHARRER, 1936, 1937). Comme il a été signalé dans la première partie de ce chapitre, la description qu'en a donnée HOLMGREN est assez superficielle et les interprétations relatives à la position des noyaux 17, 19, 20 et 22 divergent souvent. Seul, le noyau latéroventral 18 est bien individualisé et caractérisé par sa liaison avec l'organe nucal par l'intermédiaire du nerf XV. Selon nous, les autres noyaux doivent être définis aussi bien de par leur situation que par le type cellulaire le plus répandu à ce niveau. Le noyau médiodorsal 17 (Pl. 8 et 11) fait suite au noyau 10. Il recouvre partiellement la commissure optique et précède immédiatement le noyau impair 21 (Pl. 9). Ces trois noyaux (10, 17 et 21) comportent le même type de grands neurones piriformes. Le noyau 19 (Pl. 5, 9, 13 et 26) est intriqué antérieurement avec le noyau 16 et postérieurement avec le noyau 20. Comme ceux-ci, il est uni au nerf épidermique XVI et peut-être au nerf XIV. Le noyau 19 qui sera étudié spécialement dans le chapitre III est caractérisé essentiellement par la présence des cellules de structure ampullaire souvent décrites dans la littérature et dont l'infrastructure est très particulière (cf. Chapitre II : cellules IV). Le noyau 20 (Pl. 1, 3, 5, 6, 10, 11, 12 et 13) comporte la plupart des cellules très fuchsinophiles du cerveau ; celles-ci sont souvent bipolaires dans la région dorsale, voisine du noyau 19 et du nerf XVI, et plus grandes et piriformes dans la partie ventrale du noyau. Le petit noyau 22 est formé de quelques très gros neurones présentant de grandes invaginations du trophospongium. Il borde le côté interne

du noyau 20, succède immédiatement au noyau 21 par sa région dorsale et semble s'étaler ventralement sous les noyaux 18, 19 et 20. Les neurones des noyaux 20 et 22 sont décrits dans le chapitre II (cellules I et V).

Des comparaisons entre nos observations et celles d'autres auteurs, les conclusions suivantes sont à retenir :

Contrairement à l'opinion de HERLANT-MEEWIS et VAN DAMME (1962b) et vraisemblablement à celle de HAUENSCHILD et FISCHER (1962) et de TAKEUCHI (1965), nous pensons, comme GOLDING (1967c), que les cellules généralement fusiformes localisées dans la région postérodorsale et voisines des cellules du noyau 19 n'appartiennent pas au noyau 17 ; nous situons ce dernier dans une zone un peu plus antérieure et surtout plus médiane du cerveau. GOLDING considère que ces cellules fusiformes représentent la région postérieure du noyau 19 et dénomme cette dernière "XIX S". Une grande prudence dans l'interprétation est nécessaire. En effet, plusieurs études infrastructurales (cf. Chapitres II et III et DHAINAUT-COURTOIS, 1965, 1967, 1968 b) ont montré que les cellules du noyau 19 appartiennent à un organe sensoriel de nature peut-être épidermique. Ces cellules, plus ou moins disséminées parmi les neurones, forment néanmoins une calotte au-dessus du complexe comprenant les noyaux 20 et 22 ; quelle que soit l'interprétation que l'on puisse en donner actuellement, elles sont physiologiquement très différentes des cellules voisines. C'est pourquoi nous préférons conserver le nom de noyau ganglionnaire 19 aux seules cellules à structure ampullaire. Si, comme le suggère GOLDING (1967c), les cellules bipolaires présentes dans cette région devaient être considérées comme représentant la partie postérieure du noyau 19, il faudrait sans doute interpréter le noyau 16 comme formant la partie antérieure de ce même noyau 19. Les trajets vers le neuropile des axones issus des cellules fuchsino-philes bipolaires de la région dorsale et des cellules unipolaires situées plus ventralement sont, en outre, très analogues dans leurs parties moyenne et distale ; il semble donc préférable, dans l'état actuel des connaissances, de considérer que ces différents neurones appartiennent au même noyau ganglionnaire (20).

GOLDING suppose que le noyau 22 correspond aux grandes cellules ventrales et que le noyau 20 est formé par une colonne de cellules situées dans la région postéroventrale du noyau 17 ; ce dernier occupant une position très proche du plan sagittal, il semble que GOLDING localise le noyau 20 dans une zone relativement médiane du cerveau. Les schémas donnés par HOLMGREN et HANSTRÖM (1928) montrent que, selon ces auteurs, le noyau 22 est nettement plus petit et situé dans une région plus proche du plan sagittal que le noyau

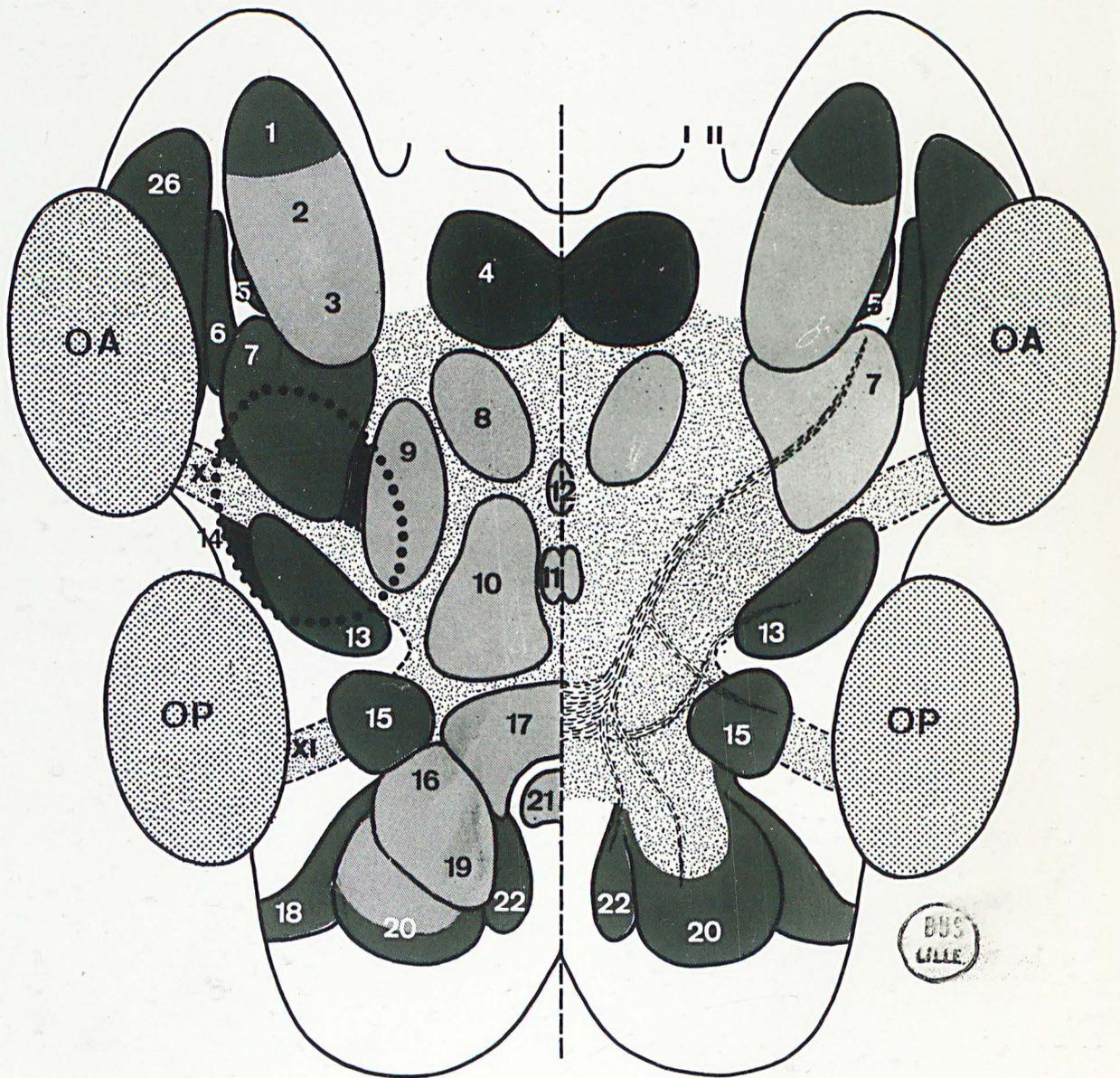
20. Il ne semble donc pas impossible de penser que la colonne de cellules correspond, en fait, au noyau 22. Selon nous, la base de celle-ci s'élargit légèrement et comprend effectivement les très gros neurones "moteurs" selon HERLANT-MEEWIS et VAN DAMME (1962b); le massif formé par les grandes cellules (cf. dans le chapitre II, cellules I et II en particulier) situées dans une zone un peu moins ventrale, légèrement plus latérale et se poursuivant postérieurement, constitue le lobe ventral du noyau 20 ("ventrale Lappen" de HOLMGREN).

Noyaux 23 - 25 (Pl. 4, 6, 7 et 41). A l'inverse des noyaux précédents situés dans le cerveau postérieur, ces trois noyaux sont localisés au voisinage immédiat des corpora pedunculata. Ils occupent chez N. pelagica la même position que celle décrite chez N. diversicolor par HOLMGREN ; relativement insignifiants, ils n'ont pas retenu notre attention.

Noyau 26 (Pl. 2, 7, 11 et 12). C'est le "ganglion optique" des anciens auteurs sur la dénomination duquel HOLMGREN s'est déjà insurgé. Comme le signale cet auteur, ce noyau est plus ou moins développé mais il est néanmoins toujours bien individualisé chez N. diversicolor (Pl. 2 et 7). Il n'en est pas de même chez N. pelagica où il est difficilement repérable. Il est possible que, chez cette espèce, il ne soit représenté que par quelques grands neurones (deux à trois vraisemblablement) situés dans la névroglie, près de l'œil antérieur, et en relation probable avec des fibres nerveuses issues des cellules du noyau 7 (Pl. 11, fig. c et d). L'imprégnation à l'argent de coupes de N. diversicolor a permis de visualiser des cellules du ganglion 26. Ce sont de grands neurones piriformes dont l'axone semble entrer, comme le soupçonne HOLMGREN, dans une racine du collier périoesophagien (Pl. 2, fig. a et c) ; cette caractéristique confirmerait l'appellation de HOLMGREN de "cérébrale Kommissuralganglion". Les observations de cette région, réalisées jusqu'à présent uniquement en microscopie optique, n'ont en effet laissé déceler aucune relation avec l'œil. Des études ultérieures par la technique autoradiographique (cf. chapitre consacré à la cytochimie) ont démontré une grande activité métabolique au niveau des péricaryones.

Figure 6

- Ganglion sus-oesophagien de Nereis diversicolor. Projection sur le plan ventral de la plupart des noyaux ganglionnaires (1-26) ; les noyaux les plus clairs ont la position la plus dorsale.
- Sur la moitié droite, les principaux trajets d'axones chargés de matériel fuchsinophile et convergeant vers la moitié postérieure du neuropile (située au-dessus du complexe cérébrovasculaire) sont représentés en pointillé.
- Chiffres romains, nerfs I, II, X et XI ;
- OA, OP, oeil antérieur, oeil postérieur.



C - CONCLUSION

Cet examen de la microanatomie du cerveau de Nereis dont les résultats principaux, déjà publiés antérieurement (DHAINAUT-COURTOIS, 1964, 1966 c, 1968 b), viennent d'être rappelés, constitue un préalable nécessaire à l'étude cytologique qui va suivre. Il convenait de mentionner les variations relativement insignifiantes observées entre N. diversicolor et N. pelagica. Les différences, nous le verrons au chapitre suivant, étant surtout sensibles au niveau du neurone.

En nous basant sur les descriptions de HOLMGREN et d'auteurs plus récents, nous avons pu préciser les principaux trajets nerveux et la position des noyaux ganglionnaires ou définir, selon notre interprétation, certains noyaux (19, 20 et 22) sur la conformation desquels l'accord entre les auteurs n'est pas réalisé actuellement. Une étude embryologique préliminaire (cf. Chapitre II) n'a, jusqu'à présent, apporté aucune précision sur ce sujet ; la discrimination entre les différents noyaux massés les uns contre les autres étant très délicate sinon impossible dans les cerveaux de larves ne possédant que quelques segments. Tous les rapports que nous avons pu relever entre les organes sensoriels, les cellules du cerveau et les nerfs ont été mentionnés. Dans le prochain chapitre, des précisions vont être données sur les différents types de neurones observés dans le cerveau. La recherche des processus sécrétoires qui sera basée sur des affinités tinctoriales, sur la possibilité de visualiser certains trajets axonaux et sur la morphologie infrastructurale, retiendra particulièrement notre attention.

CHAPITRE II

ETUDE CYTOLOGIQUE DU GANGLION SUS-OESOPHAGIEN

I - HISTORIQUE

L'étude au microscope photonique des neurones du cerveau des Nereidae a fait l'objet de travaux importants.

HOLMGREN (1916) en se basant sur l'observation de trajets axonaux visualisés par les techniques de coloration supra-vitale au bleu de méthylène et d'imprégnation à l'argent, observe jusque vingt-sept paires de neurones différents, moteurs ou sensitifs.

Les principales distinctions réalisées par les auteurs sont toutefois fondées souvent sur les caractères morphologiques des corps cellulaires. Dès 1898, HAMAKER décrit, chez N. virens, six classes de neurones dont des cellules "neurosecrétrices" qu'il n'est pas en mesure d'interpréter. Plus récemment, BULLOCK et HORRIDGE (1965) ont distingué deux grands types de corps cellulaires : les uns, pauvres en cytoplasme et riches en chromatine sont groupés d'une manière dense et forment souvent des masses spéciales, les globuli (cf. chapitre I et HOLMGREN, 1916) ; ils peuvent néanmoins être associés aux autres neurones. Ces derniers, grands, riches en cytoplasme, pauvres en chromatine et assemblés lâchement, sont à la fois plus primitifs et plus répandus anatomiquement et phylogénétiquement que les premiers. Les cellules neurosecrétrices appartiennent à cette catégorie cellulaire.

Ce sont les travaux de B. SCHARRER (1936, 1937) relatifs à cinq espèces de Polychètes errantes puis de SCHAEFER (1939) sur N. diversicolor qui ont révélé l'existence, dans le cerveau des Nereis, de cellules neuroglandulaires ("Drüsenervenzellen") dont l'aspect rappelle celui des cellules neurosecrétrices des Vertébrés. Les nomenclatures établies par ces auteurs, d'une grande valeur pour toute étude des phénomènes sécrétoires au niveau du ganglion sus-oesophagien, sont demeurées classiques jusque ces dernières années. La mise au point de méthodes de coloration, non pas spécifiques de la substance neurosecrétoire (au sens large du terme) mais permettant néanmoins une bonne visualisation de certains péricaryones et de trajets axonaux (fait important pour la caractérisation des cellules sécrétrices),

et dont l'emploi est parfois associé à des études expérimentales, a entraîné une légère révision, souvent d'ailleurs conjecturale, des conceptions de B. SCHARRER et de SCHAEFER. Il convient de mentionner ici les travaux de DEFRETIN (1952 à 1959), GABE (1954), HAUENSCHILD (1959), CLARK et BONNEY (1960), HERLIANT-MEEWIS et VAN DAMME (1962 b), HAUENSCHILD et FISCHER (1962) et TAKEUCHI (1965) dont les résultats seront discutés en fin de chapitre.

Le but principal de notre étude est de localiser et de définir les cellules impliquées dans la synthèse de substances hormonales dont le rôle a été démontré expérimentalement (cf. "Introduction"). Il nous a semblé intéressant d'entreprendre l'étude des principaux neurones du cerveau de Nereis de sexe et d'âge variables avec les moyens dont nous disposons actuellement, tant en microscopie optique qu'électronique, pour la détection de processus sécrétoires.

Après avoir recherché, chez d'autres Nereidae, les types cellulaires observés chez N. pelagica, les résultats de nos observations seront comparés à celles que certains auteurs précédemment cités ont réalisées au microscope photonique et que GOLDING (1967c) a poursuivi sur le plan infrastructural.

II - MATERIEL ET TECHNIQUES

Pour l'observation en microscopie photonique, les têtes de Nereidae, de N. pelagica en particulier, ont été préparées selon les techniques générales décrites précédemment (cf. "Matériel, Techniques et Terminologie"). La méthode de coloration par la fuchsine paraldéhyde avec colorant de HALMI, variante de CLARK, employée comme technique de base, a permis de définir superficiellement les différents types de cellules (I-VI).

Des réactions de contrôle (Tableau III) (hématoxyline chromique de Gomori et phloxine, azan de Heidenhain, azan oxydé, bleu de toluidine à pH 4,6 avec ou sans prétraitement de 1 à 2 heures à 37 degrés par la ribonucléase) de même que la technique d'imprégnation à l'argent selon HOLMES (1947) ont aussi été utilisées.

Pour l'examen au microscope électronique, le matériel a été préparé selon le processus décrit également dans "Matériel, Techniques et Terminologie".

En permettant une meilleure localisation des noyaux ganglionnaires, l'observation des coupes semi-fines au microscope à contraste de phase a facilité les rapprochements avec les données de la microscopie optique.

La valeur moyenne du diamètre des grains élémentaires de sécrétion a été calculée après mensuration de cent grains voisins. Les grains correspondants aux différents types cellulaires sont appelés respectivement, 1, 2, 3 et 5.

III - OBSERVATIONS (Figures 7, 12, 19, 20, 21)

A - TYPES CELLULAIRES CHEZ N. PELAGICA D'AGE MOYEN (diamètre ovocytaire voisin de 70 μ chez la femelle)

Nous avons choisi, pour l'étude type des différents neurones des Nereidae, N. pelagica chez laquelle la fuchsinophilie de certains péricaryones est moins intense que chez d'autres espèces (N. diversicolor, en particulier) et permet vraisemblablement une meilleure interprétation ; les noyaux ganglionnaires y sont, en outre, relativement grands et bien définis.

Les types cellulaires les plus caractéristiques vont être décrits chez des N. pelagica immatures mais possédant des produits génitaux dans le coelome. C'est en effet durant cette période de la vie des Nereis que la différenciation cellulaire présente des conditions optimales pour l'étude comparative des différents neurones ; ceux-ci peuvent avoir atteint leur développement maximal sans présenter encore de signes de dégénérescence ou posséder déjà les principaux attributs qui permettent de les définir.

Selon leur aspect morphologique et leurs affinités tinctoriales, les cellules du cerveau peuvent être réparties en deux groupes (DHAINAUT-COURTOIS, 1966 c, 1968 b) correspondant à ceux définis par BULLOCK et HORRIDGE (1965) (cf. Historique de ce chapitre). Parmi les nombreuses cellules riches en cytoplasme, il est possible de distinguer cinq types (cellules I-V) dont certains ont un aspect glandulaire ; les principales caractéristiques en sont données dans le tableau III. Les autres neurones (cellules VI) petits et caryochromes, essentiellement localisés au niveau des corpora pedunculata (globuli, selon HOLMGREN) et du noyau 16, appartiennent au "type des globuli" (BULLOCK et HORRIDGE, 1965).

L'étude infrastructurale du ganglion sus-oesophagien (DHAINAUT-COURTOIS, 1967, 1968 b) a révélé, comme chez les autres Annelides, Oligochètes (PELLEGRINO de IRALDI et DE ROBERTIS, 1962 ; OOSAKI, 1966) et Hirudiniées (COGGESHALL et FAWCETT, 1963 ; HAGADORN et al., 1963), la présence de nombreux grains élémentaires dans la majorité des péricaryones ; cette caractéristique rend plus délicate l'interprétation des processus sécrétoires.

Nous tenterons de confronter les résultats des observations réalisées aux microscopes optique et électronique.

Type cellulaire I

- Microscopie optique (Tableaux III et IV ; Pl. 10 à 13)

Les cellules I sont caractérisées par une forte affinité pour la fuchsine paraldéhyde. Elles ont un cytoplasme granuleux, parfois réticulé ou vacuolaire. Les plus nombreuses, unipolaires, piriformes, sont pour la plupart d'assez grande taille (15 μ) et se rencontrent dans les parties antérieure et postérieure du cerveau (Pl. 10, fig. b) ; certaines cellules, plus petites (5 μ), polymorphes, fortement chromophiles, et localisées dans la partie dorsale du noyau 20, seraient toutefois, d'après des observations réalisées en microscopie électronique, de nature névroglie. Les autres neurones fuchsinophiles, plus rares, nettement bipolaires (noyaux 7 et 20) (Pl. 11, fig. b à d et Pl. 13, fig. d et e), d'une longueur maximale de 18 μ , présentent un dendrite fortement coloré par la fuchsine paraldéhyde dont le trajet, qui a pu être observé sur une distance de 30 à 35 μ , semble suivre celui du nerf épidermique correspondant.

Les principaux trajets axonaux peuvent être suivis sur des coupes frontales (Pl. 13, fig. a et chapitre I, Figures 6 et 7). Ils convergent vers une région située immédiatement au-dessus du complexe cérébro-vasculaire et plongent ensuite perpendiculairement à la région ventrale (chapitre IV, Figure 12).

Malgré les apparences, le type cellulaire I est l'un des plus difficiles à définir avec exactitude. Nous avons déjà mentionné que des cellules fortement fuchsinophiles et localisées dans le noyau 20 considéré généralement comme le noyau neurosécrétoire par excellence, sont vraisemblablement de nature névroglie. Nous verrons très prochainement que la plupart des cellules nerveuses qui peuvent être envisagées comme des neurones "ordinaires" présentent, à quelque degré, un caractère fuchsinophile et qu'une chromophilie moyenne ne permet pas de rattacher avec certitude un neurone à un type cellulaire donné.

Il convient de noter que toutes les cellules présentant une affinité relativement élevée pour la fuchsine paraldéhyde possèdent des propriétés tinctoriales semblables après traitement par des techniques

générales utilisées pour la recherche du matériel sécrétoire (Tableaux III et VI).

Quelques rares neurones, localisés essentiellement dans le noyau 14 et dans une zone limitrophe des noyaux 17 et 22, prennent une coloration d'un violet bleuté après traitement par la fuchsine paraldéhyde. Un cheminement axonal du matériel sécrété est décelable. Nous verrons dans le chapitre VII que des neurones "ordinaires", fluorescents après traitement par la technique de FALCK et al. (1962) et observation à la lumière de Wood, ont une localisation analogue. Il est donc possible de penser que, malgré leur chromophilie intense, les cellules qui présentent une coloration différente des autres cellules I sont à rattacher au type cellulaire V (neurones "ordinaires").

- Microscopie électronique (Tableau IV et Pl. 14 et 15).

La répartition des cellules I parmi les neurones "ordinaires" rend difficile leur repérage.

Leur morphologie et leur abondance dans la région dorsale du noyau 20 (quinze à vingt cellules) permettent de supposer que les cellules I observées en microscopie optique correspondent à des cellules fusiformes dont la périphérie est marquée par des invaginations du trophospongium. Le noyau, relativement foncé, possède un nucléole et les nombreux grains élémentaires présents dans le cytoplasme (diamètre supérieur à 1200 Å) ont, à l'exception d'une zone claire périphérique, un contenu d'aspect finement granuleux, moyennement et parfois peu dense aux électrons. Dans la région ventrale du noyau 20, des cellules unipolaires voisines des cellules II, présentent des grains élémentaires de même aspect mais d'un calibre supérieur (1400 à 1500 Å) et sont vraisemblablement d'autres cellules I. Des sections d'axones chargés de grains analogues, observées au niveau du complexe cérébrovasculaire des vers immatures, plaident en faveur de la nature neurosécrétoire de ces cellules (cf. chapitre IV). Ces dernières seront dénommées respectivement cellules I_a et I_b.

Dans la moitié antérieure du cerveau, des péricaryones se caractérisent par la présence de grains élémentaires d'un diamètre (1500 Å) souvent supérieur à celui des neurones "ordinaires" voisins ; la densité de leur contenu est homogène et souvent plus élevée que celle des grains des neurones du noyau 20 en particulier. Leur localisation laisse présumer qu'ils correspondent à des cellules fuchsinophiles mais leur morphologie infra-structurale semble les rapprocher davantage de certaines cellules de la chaîne

nerveuse (cf. chapitre V) que des cellules neurosécrétrices du noyau 20. Les axones n'ont pas été repérés au-delà du neuropile. Nous conviendrons de les appeler cellules I_c. Le problème relatif à des neurones caractérisés par une fuchsinophilie moyenne et localisés dans les noyaux du cerveau moyen (10 et 13 en particulier) reste posé. L'observation en microscopie optique de coupes transversales réalisées à ce niveau (Pl. 42) permet de penser que des axones atteignent le complexe cérébrovasculaire. La microscopie électronique laisse présager, au contraire, que la plupart des neurones situés à ce niveau appartiennent à la catégorie des neurones "ordinaires" (Vb en particulier) dont l'une des caractéristiques est de ne pas posséder de terminaisons axonales chargées de grains de sécrétion au niveau de l'aire neurohémale. Si quelques images (Pl. 42, fig. b), observées en microscopie optique, plaident en faveur de la nature névroglie de certaines fibres, leur interprétation n'en réclame pas moins d'autres observations menées parallèlement aux microscopes optique et électronique. Dans l'état actuel de nos connaissances, la seule hypothèse qui semble pouvoir être émise est que les fibres observées en microscopie optique correspondent, au moins partiellement, à celles qui au microscope électronique présentent de nombreuses et très grandes mitochondries. Des cellules de nature encore inconnue contenant des mitochondries de même aspect ont effectivement été observées dans la région médiodorsale du cerveau (cf. chapitre IV (II A)).

Type cellulaire II

- Microscopie optique (Tableau III et VI ; Pl. 10, fig. a, b, f ; Pl. 12, fig. b ; Pl. 13, fig. a).

Les cellules II sont l'apanage du noyau 20 ; leur position est généralement plus ventrale et légèrement postérieure à celle des cellules du noyau 19 et à la plupart des cellules I. Ce sont de grandes cellules piriformes (longueur maximale, 15 à 25 μ) dont le cytoplasme, d'aspect homogène, se colore par le vert solide ou le vert lumière. La région du péricaryone, située près du cône d'émergence de l'axone et qui contient le noyau pourvu d'un ou de deux nucléoles est légèrement fuchsinophile. Quelques granules assez gros, présentant également une affinité tinctoriale pour la fuchsine paraldéhyde sont parfois disséminés dans le corps cellulaire. Les affinités des cellules II pour d'autres colorants utilisés dans des techniques générales sont rapportées dans les tableaux III et VI.

- Microscopie électronique (Tableau IV et Pl. 16 et 17)

L'abondance et la grande dimension des neurones II qui bordent postérieurement tout le noyau ganglionnaire 20 permet de les repérer beaucoup plus facilement que les neurones I. Ce sont des cellules à contenu régulier présentant l'aspect classique de cellules neurosécrétrices ; leur noyau, beaucoup plus clair que celui des cellules I, possède un à deux gros nucléoles. Chez le ver d'âge moyen, l'ergastoplasme est surtout situé à la périphérie du péricaryone ; les corps de Golgi, généralement localisés près du noyau, sont formés de quelques saccules. Deux aspects morphologiques de ces organites, concomitants de l'activité physiologique des cellules, sont présentés sur les planches 16 et 17. Les grains 2 (diamètre voisin de 1600 Å) ont un contenu dense aux électrons à l'exception d'une zone claire sous-jacente à la membrane limitante.

Type cellulaire III

- Microscopie optique (Tableaux III et VI et Pl. 10, 12 et 13).

Les cellules III sont essentiellement localisées dans le noyau nucal 18 (Pl. 10, fig. a et d ; Pl. 35) où l'on observe, à côté de petites cellules fusiformes, des cellules unipolaires dont les caractères morphologiques sont analogues à ceux des cellules II. Toutefois, leur cytoplasme présente généralement une grande affinité pour l'orangé G sauf dans le cône d'émergence de l'axone où il est légèrement fuchsino-phile. Cette région présente par ailleurs un caractère nettement basophile lors d'une coloration par le bleu de toluidine utilisé à pH 4,6 (Pl. 12, fig. b). Quelques cellules du noyau 14 présentent parfois une légère affinité pour l'orangé G mais l'intensité de la coloration n'atteint jamais celle des cellules du noyau 18. Ce caractère fortement acidophile après oxydation (par le permanganate, par exemple) du matériel élaboré par les cellules III est également très net après coloration par la technique de Gomori ; les cellules III sont phloxino-philes (Pl. 10, fig. a et d). D'autres affinités tinctoriales des cellules III sont rapportées dans les tableaux III et VI.

- Microscopie électronique (Tableau IV et Pl. 18 à 20)

Une étude du noyau nucal a permis de repérer des cellules comportant au niveau de leur pôle axonal de grandes formations concentriques d'ergastoplasme et correspondant certainement à la région basophile visualisée

en microscopie photonique (cf. Pl. 12, fig. b). L'aspect infrastructural des cellules III, comme celui des cellules I et II, rappelle celui de cellules engagées dans une synthèse protéique. Les nombreux grains β sont limités par une membrane peu visible ; ils semblent facilement déformables chez le ver immature et prennent souvent un aspect ovoïde (longueur voisine de 2000 Å) (DHAINAUT-COURTOIS, 1967). Le contenu est homogène et relativement dense aux électrons. Des axones chargés de grains β parviennent probablement au niveau du neuropile mais aucun n'a été observé dans la région du complexe cérébro-vasculaire.

Type cellulaire IV

- Microscopie optique (Tableaux III et VI et Pl. 10, 13, 26 et 35).

Les cellules IV à aspect ampullaire très particulier (Pl. 10, fig. e) caractérisent le noyau ganglionnaire 19. Le matériel élaboré par les cellules IV se présente sous forme de gouttelettes d'aspect colloïdal (Pl. 13, fig. c et d), se colorant en vert ou en brun par la technique de CLARK. Comme l'ont déjà mentionné BOBIN et DURCHON (1953), la substance est bien conservée après fixation par le mélange de Helly suivie d'une post-chromisation.

- Microscopie électronique

L'étude infrastructurale a révélé que ces cellules appartiennent, en fait, à une dualité cellulaire de nature présumée photoréceptrice dont elles représentent la partie dite "de soutien" (DHAINAUT-COURTOIS, 1965, 1967, 1968 b). La description détaillée de cette formation sera reprise dans le chapitre III.

Type cellulaire V

- Microscopie optique (Tableaux III et VI et Pl. 10, fig. g et h)

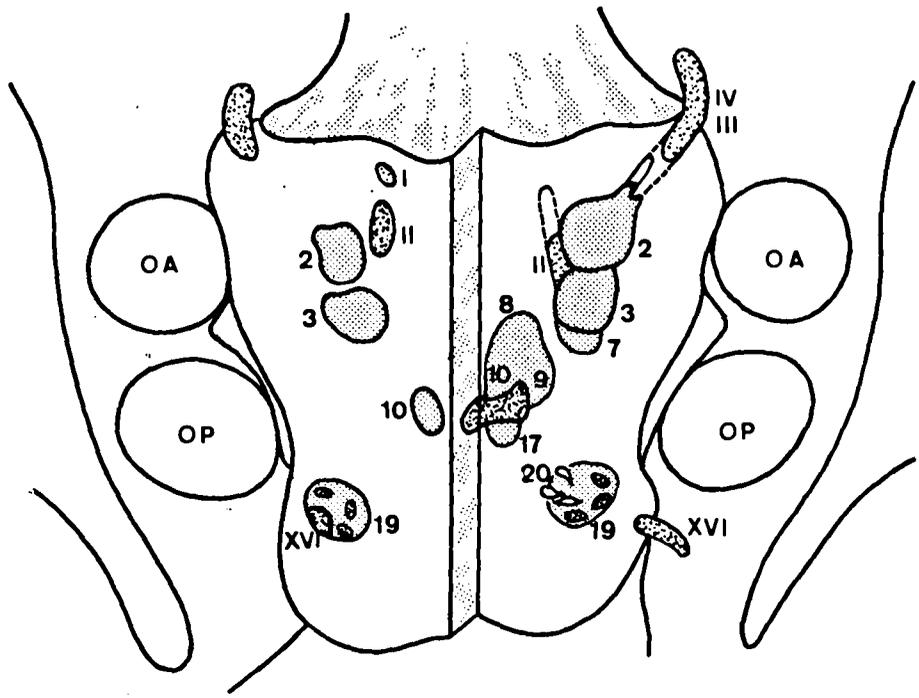
Les cellules V correspondent aux nombreux neurones "ordinaires". Elles sont souvent unipolaires, parfois bipolaires et possèdent généralement une affinité faible pour la fuchsine paraldéhyde ou pour le vert lumière, après oxydation permanganique. Lors de l'étude du type cellulaire I, nous avons mentionné que, dans certains noyaux ganglionnaires (4, 10, 13, 14, par exemple), quelques cellules sont colorées avec une relative intensité par la fuchsine paraldéhyde ; dans ce cas, la distinction entre cellules I (I_c) et V devient très délicate (cf. chapitre IV).

Figure 7

Noyaux ganglionnaires et nerfs dans le cerveau de Nereis pelagica. Projection à différents niveaux sur le plan ventral ; dans chaque schéma, un décalage a été réalisé entre la partie gauche, plus dorsale, et la partie droite. Le neuropile et les nerfs sont représentés d'une manière identique.

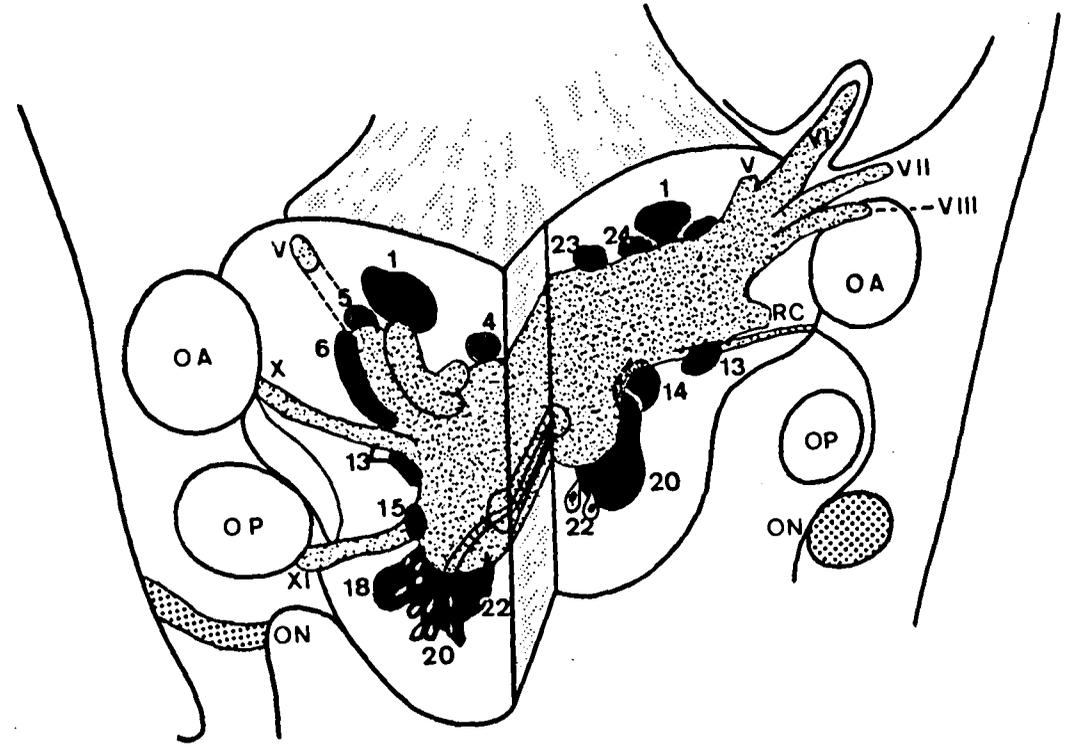
Les chiffres arabes et romains désignent respectivement les noyaux ganglionnaires et les nerfs ; OA, ON, OP, oeil antérieur, organe nuchal, oeil postérieur.

Remarquer, sur le schéma g-h-, la position des cellules infracérébrales situées entre le cône intracérébral (co) où sont visibles des axones issus des cellules neurosécrétrices du noyau 20 et le vaisseau sanguin (Vs) infracérébral.



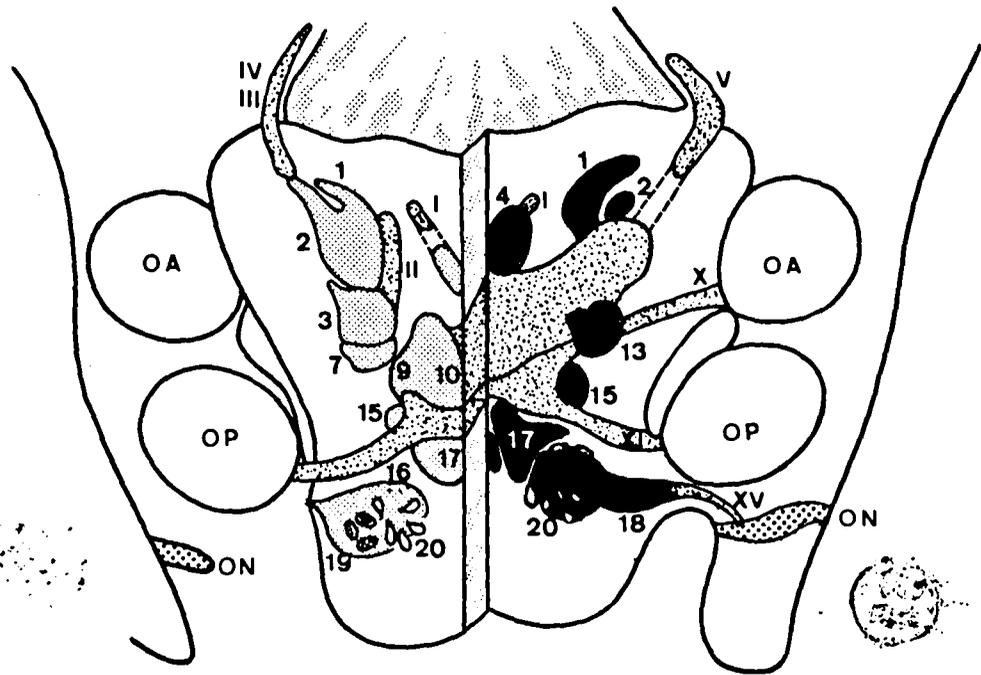
a

b



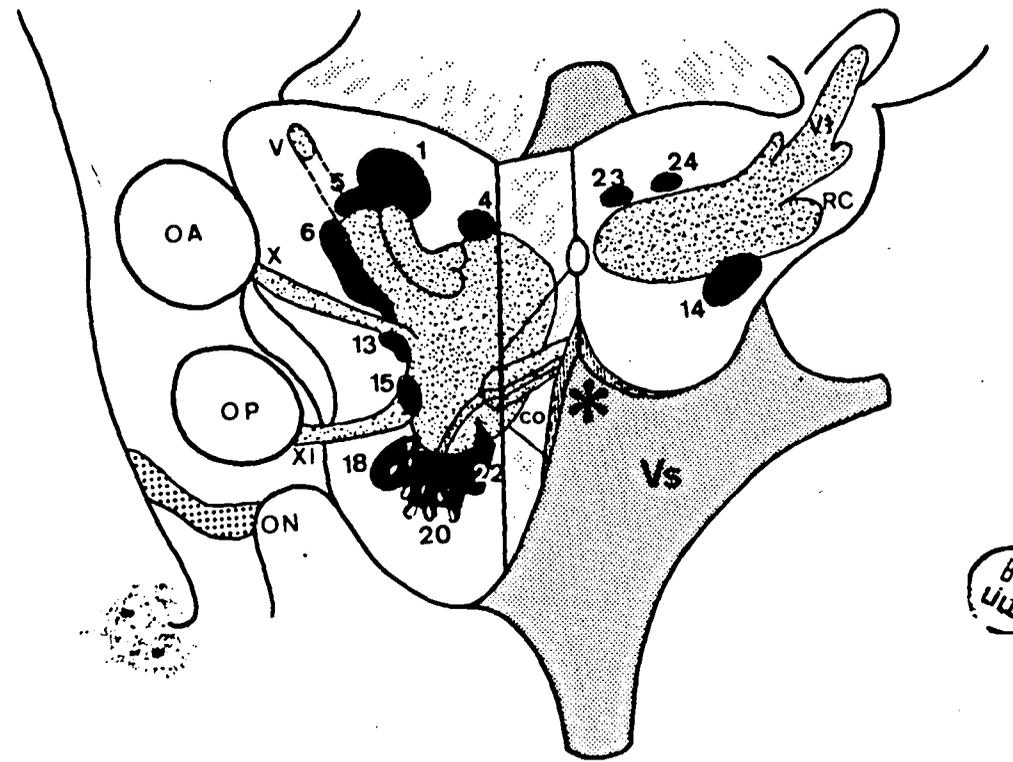
e

f



c

d



g

h

BBS
LIFE

Nous rangeons dans cette catégorie cellulaire, les grands neurones du noyau 22 (Pl. 10, fig. g) décrits par DEFRETIN (1955) et que HERLIANT-MEEWIS et VAN DAMME (1962 b) interprètent comme étant des neurones moteurs.

- Microscopie électronique (Tableau IV et Pl. 20 et 46)

La majorité des péricaryones des neurones V possèdent dans leur cytoplasme des grains élémentaires d'origine golgienne. Ce caractère, ajouté aux différences morphologiques que présentent les cellules selon l'état physiologique du ver, rend leur étude difficile. Deux sous-types caractéristiques (V a et V b) ont pu être distingués. Les cellules V a (Pl. 20), réparties dans tout le cerveau, sont nombreuses et possèdent des mitochondries généralement abondantes, volumineuses et polymorphes. Les grains 5 a (Pl. 46, fig. a) sont petits (diamètre voisin de 1000 Å), de densité variable aux électrons, à l'exception d'une zone claire sous-jacente à la membrane. Dans le péricaryone, ces grains voisinent avec de nombreuses vésicules claires de taille souvent analogue. Dans le neuropile, de nombreuses terminaisons axonales correspondant probablement à ces cellules ont été observées. Réparties parmi les axones des cellules I et II en particulier, elles se caractérisent par la présence de grains 5 a, de vésicules claires et de nombreuses petites vésicules présynaptiques. De très rares terminaisons sont peut-être présentes au niveau du complexe cérébrovasculaire (Pl. 45, fig. a).

Les cellules V b sont plus rares que les précédentes. Les grains 5 b (diamètre égal ou supérieur à 1300 Å) se caractérisent par l'hétérogénéité de leur contenu dont la densité aux électrons est également très variable. Des axones contenant des grains analogues et présentant des figures présynaptiques ont été observés uniquement dans le neuropile.

Il semble donc qu'à l'inverse des cellules I, II et III, les cellules V a et V b possèdent des terminaisons axonales typiquement présynaptiques localisées essentiellement au niveau du neuropile.

Type cellulaire VI

- Microscopie optique (Pl. 11).

A l'inverse de toutes les cellules précédemment décrites, les cellules VI sont petites et caryochromes. Comme nous l'avons déjà mentionné (cf. chapitre I et HANSTRÖM, 1927), elles sont essentiellement localisées au niveau des corpora pedunculata. Une morphologie assez voisine permet

TABLEAU III

AFFINITES TINCTORIALES DES CELLULES I-VI DU GANGLION CEREBRAL DE NEREIS PELAGICA L. TECHNIQUES GENERALES^a

Techniques de coloration	Types cellulaires					
	I	II	III	IV "Sécrétion"	V	VI
Clark	FP++	FP± ; VL++	FP±, Or. G++, ou VL+	Or. G+ ou VL+	FP+, VL	Caryochromes
Hématoxyline chromique de Gomori et phloxine	HG++, col. bleu-noir	HG+, PHL± ; col. ± violacée	HG±, PHL++	HG+ ; col. bleu violacé	HG ±	
Azan de Heidenhain	Col. rouge	Col. rouge violacé	Col. rouge-orangé	Col. rouge violacé	Col. bleutée	
Azan oxydé	Col. bleue ou lilas	Col. lilas	Col. brune	Col. bleue ou violette	Col. bleutée	
Bleu de toluidine (pH 4,6)	Col. : p : jaune verdâtre ce : bleutée+	Col. : p : jaune verdâtre ou rosée ce : bleue+	Col. : p : jaune verdâtre ce : bleue ++	Col. jaune verdâtre	Col. bleue+	
Bleu de toluidine après ribonucléase (1 à 2 heures à 37°)	-	±	±	-	-	

^a ce, cône d'émergence de l'axone ; Col., coloration ; FP, fuchsine paraldéhyde ; HG, hématoxyline chromique de Gomori ; Or. G, orangé G ; p, péricaryone ; PHL, phloxine ; VL, vert lumière ; -, réactions négatives ; ±, +, ++, réactions faibles, moyennes, fortes.

TABLEAU IV

CARACTERISTIQUES DES CELLULES I-VI DU GANGLION CEREBRAL DE NERETS PELAGICA L.^a

Types cellulaires :	I	II	III	IV ("Sécrétion")	V	VI	
Localisation :	Assez nb ^x . noy ^x . ^b ; 20 en particulier ^c !	Noyau 20	Noyau 18	Noyau 19	nb ^x noy ^x	CP noyau 16 ?	
MO Affinités tinctoriales (méthode de Clark)	FP++	FP ; VL++	FP ; Or.G++ ou VL+ selon l'âge	Or.G+ ou VL+	FP [±] ; VL	Caryochromes	
Caractéristiques	Taille varia- ble ; uni et parfois bipo- laires ; les trajets axo- naux peuvent être visua- lisés					Rapport nucléo- plasmique élevé	
ME Caractères des grains élémentaires	g 1 : diamè- tre moyen, va- riable ^d ; con- tenu ± homo- gène avec halo étroit péri- phérique ; densité moyen- ne ; membrans visible	g 2 : diamè- tre moyen, 1600 Å ; con- tenu homogène tenu homogène avec halo é- troit périphé- rique ; densi- té moyenne ou forte ; mem- brane visible	g 3 : longueur moyenne, 2000 Å ; con- tenu homogène tenu homogène sans halo pé- riphérique ; densité moyen- ne ou forte ; membrane peu visible	Cellule épidermique ?	g 5a : diamètre moyen, 1000 Å ; contenu homogène avec halo périphé- rique ; densité moyenne ou faible ; membrane visible	g 5b : diamètre moyen, 1300 Å ; contenu hétérogène avec halo périphé- rique ; densité moyenne ou forte ; membrane visible	L'étude systéma- tique des autres neurones ! V n'a pas été réa- lisée
Caractéristiques	Terminaisons axonales au niveau du CCV (I _a , I _b)	Terminaisons axonales au niveau du CCV	Terminaisons axonales au niveau du neuropile ?		Terminaisons axonales au niveau du neuropile	Noyau dépourvu de nucléole ; hétéro- chromatine abon- dante	
Nature	Neurosecré- toire (I _a , I _b)	Neurosecré- toire	Neurosecré- toire ?	Sécrétoires ?	Sécrétoires		

^a CCV, complexe cérébro-vasculaire ; CP, corpora pedunculata ; FP, fuchsine paraldéhyde ; g 1, g 2, g 3, g 5a, g 5b, grains élémentaires des cellules I, II, III, Va, Vb ; ME, MO, microscopies électronique et optique ; nb^x, nombreux ; noy^x, noyau(x) ; Or.G, orangé G ; VL, vert lumière ; ±, +, ++, réactions faibles, moyennes, fortes.

^b cellules I_c ; ^c cellules I_a et I_b ; ^d la (1200 Å) ; lb et lc (1500 Å).

d'envisager un rapprochement entre les neurones qui caractérisent les noyaux 1-3 et ceux des noyaux 18 et 16 en particulier.

- Microscopie électronique (Pl. 21 à 23)

L'étude des corpora pedunculata permet de préciser l'infrastructure des neurones VI dont le rapport nucléoplasmique est élevé. Le noyau généralement ovoïde, dépourvu de nucléole, présente des masses très importantes d'hétérochromatine. Contrairement à celui des neurones I, II, III et V, le cytoplasme des cellules VI est très pauvre en grains élémentaires mais riche en ribosomes libres associés en rosette. Chez la Nereis d'âge moyen, à l'un des pôles du péricaryone, un appareil de Golgi formé de quelques saccules assez courts voisine avec un corps dense limité par une membrane, de nature inconnue, d'un diamètre voisin de 1 μ .

L'aspect général des cellules du noyau 16 (Pl. 22, fig. a), comme celui d'ailleurs des cellules situées à la base de l'oeil (Pl. 22, fig. b), rappelle celui des cellules des corpora pedunculata ; le noyau est toutefois moins riche en hétérochromatine.

Il convient également de mentionner l'existence parmi les cellules des corpora pedunculata dont l'aspect caractéristique vient d'être décrit, d'autres petites cellules arrondies, ayant aussi un noyau riche en hétérochromatine mais possédant dans leur cytoplasme des grains élémentaires rappelant les grains 5 b. Des cellules de morphologie voisine mais présentant moins d'hétérochromatine ont également été observées dans le noyau ganglionnaire 18 (Pl. 23).

B - EVOLUTION DES TYPES CELLULAIRES I-VI DURANT LA VIE DE N. PELAGICA

(Figure 21).

Nous envisagerons séparément le système nerveux central de très jeunes Nereis (longueur comprise entre 3 et 14 métamères) pour lequel les cellules, morphologiquement différentes de celles qui caractérisent le ver plus âgé, ne peuvent actuellement être rattachées aux types cellulaires décrits antérieurement (A).

Ces derniers sont progressivement observés en microscopie optique lorsque la Nereis atteint une longueur comprise entre vingt à quarante métamères ; leur activité caractérise rarement un stade bien déterminé dans le cycle vital du ver et se poursuit souvent jusque chez l'Heteronereis. C'est pourquoi, au lieu d'envisager les types cellulaires à des périodes déterminées

de la vie de l'animal, ce qui donnerait lieu à d'inévitables répétitions, nous préférons étudier l'évolution morphologique des différents neurones depuis le stade de vingt métamères (ver indifférencié sexuellement) jusque chez l'Heteronereis.

1) Très jeunes Nereis (longueur comprise entre 3 et 14 métamères)

a - Généralités

Les premières recherches sur le développement des Polychètes sont anciennes. De nombreuses descriptions relatives aux phénomènes externes du développement ont été données ; WILSON (1932) et DALES (1950) se sont intéressés respectivement à la morphologie externe des larves de N. pelagica et de N. diversicolor, à l'appareil ciliaire en particulier. Les travaux relatifs à l'organogenèse et à l'étude histologique des différents organes sont rares.

Nos observations ont eu pour but l'étude de la morphologie du système nerveux central au cours du développement et la recherche de l'existence éventuelle de cellules sécrétrices.

Avant d'entreprendre l'exposé de nos observations, nous rappellerons brièvement les données relatives à la structure de la larve, à l'organogenèse du système nerveux central et à l'apparition des cellules neurosécrétrices.

- Morphologie de la larve (GRASSE, 1951)

Le développement embryonnaire aboutit à la larve trochophore qui se met à nager librement.

Morphologiquement, le corps de la trochophore typique n'est pas métamérisé mais, anatomiquement, il est partagé par un anneau cilié prototroqual en deux hémisphères superposés : l'épispère et l'hyposphère.

La trochophore possède un appareil digestif bien développé, un appareil excréteur représenté par des protonéphridies, une musculature, un appareil locomoteur puissant, un système nerveux complexe et de nombreux organes sensoriels.

Le système nerveux est constitué par :

- un centre nerveux apical impair, placé sous la plaque syncipitale,
- un anneau nerveux équatorial sous-cutané qui accompagne le prototroque (ceinture ciliaire préorale). Outre l'anneau sous-prototroqual, existent encore cinq autres anneaux supplémentaires parallèles. Ces derniers sont superposés et réunis entre eux par huit troncs méridiens qui, en partant

du centre ganglionnaire apical, le réunissent à l'anneau nerveux équatorial sous-prototrochal. Deux de ces nerfs méridiens, les latéraux, pénètrent même dans l'hyposphère où ils entrent plus tard en contact avec la chaîne nerveuse ventrale, devenant ainsi les commissures sous-oesophagiennes.

- Métamorphose et organogenèse du système nerveux

Métamorphose

Le processus de la métamorphose débute par une croissance en longueur de la région terminale de l'hyposphère résultant de l'allongement du pygidium. Progressivement, une grande partie de l'hyposphère se trouve entraînée dans ce processus et se transforme en un long appendice cylindrique renfermant le tube intestinal et les bandelettes mésodermiques. Cet appendice qui ne tarde pas à se métamériser est l'ébauche de la partie thoracique du ver adulte.

Un certain nombre de phénomènes régressifs se produisent ; des organes provisoires disparaissent : des troques, des soies, des protonéphridies, des formations sensorielles et de la musculature mésenchymateuse. La larve prête à se métamorphoser possède déjà les ébauches de tous les organes de l'adulte.

Organogenèse du système nerveux

Le système nerveux a une double origine : le cerveau et la chaîne ventrale prenant naissance à partir de deux ébauches indépendantes.

- les ganglions cérébroïdes tirent leur origine de la masse ganglionnaire apicale logée au-dessous de la plaque syncipitale.

- la chaîne ventrale s'ébauche très tôt sur la ligne médioventrale de l'hyposphère et prend naissance à partir de deux épaississements de l'ectoderme thoracique placés symétriquement par rapport à la ligne médiane et correspondant à la ligne de fermeture du blastopore. La double ébauche de cette chaîne ne tarde pas à se métamériser. Avant de s'isoler de l'ectoderme, les deux cordons nerveux se fragmentent en neuromères ; cette métamérisation a lieu parfois avant même que les cordons neuraux se soient soudés en un cordon unique. Les neuromères ainsi formés fournissent les ganglions de la chaîne nerveuse ventrale et leurs connectifs. La première paire de neuromères de la série donne les ganglions sous-oesophagiens qui entrent en communication avec les ganglions cérébroïdes par l'intermédiaire des commissures périoesophagiennes. Le cerveau participe à la formation de ces commissures.

La chaîne ventrale provient donc de l'ectoderme qui s'organise indépendamment du cerveau de l'Annélide.

- Apparition des cellules neurosécrétrices

Les cellules neurosécrétrices sont le plus souvent étudiées chez les vers adultes. L'étude de la neurosécrétion au cours du développement larvaire des Nereidae a fait l'objet de très peu de travaux.

Des observations réalisées au microscope optique chez Harmothoë (Aphroditidae), permettent à KORN (1958) d'émettre l'hypothèse que les cellules "neurosécrétrices" apparaissent à des stades relativement précoces du développement ; elles seraient déjà présentes chez la trochophore, au moment des premières divisions cellulaires dans la plaque apicale. Ce sont des cellules assez volumineuses, disséminées parmi les cellules ganglionnaires banales, se différenciant encore plus nettement au cours du stade métatrochophore I et appartenant sans doute au cerveau antérieur. A ce stade, les cellules peuvent atteindre, d'après l'auteur, 40 μ de diamètre ; leur cytoplasme montre une structure grenue. Encore plus nombreuses au stade nectochète, les cellules "neurosécrétrices" du ganglion cérébroïde disparaissent après la réduction du prototroque.

KORN pense que des cellules "neurosécrétrices" existent aussi dans la chaîne nerveuse ventrale de la métatrochophore de cette espèce ; elles disparaissent également au cours des stades ultérieurs du développement et les traductions morphologiques du processus sécrétoire ne redeviennent nettes que chez les animaux de vingt huit segments. L'origine des cellules neurosécrétrices est discutée. HANSTRÖM (1954) fait de la cellule neurosécrétrice un neurone modifié. Pour CLARK (1956), par contre, la cellule neurosécrétrice est glandulaire au départ ; l'acquisition des caractères neuronaux étant secondaire.

L'hypothèse de CLARK s'appuie sur l'examen détaillé du ganglion cérébroïde et des structures limitrophes chez les Annélides Polychètes du genre Nephtys. Chez certaines espèces, les mucocytes du prostomium sont localisés dans l'épiderme latéral. Chez d'autres, elles forment deux volumineux lobes postérieurs, appendus aux ganglions cérébroïdes et entourés par la même gaine conjonctive que celle qui limite le tissu nerveux ; chaque mucocyte est relié à l'épiderme par un prolongement cytoplasmique fin, contenant des grains de sécrétion riches en un mucopolysaccharide acide. CLARK suggère que les cellules neurosécrétrices pourraient avoir la signification

de cellules glandulaires épidermiques, incorporées secondairement aux centres nerveux.

ÅKESSON (1961), après étude des cellules neurosécrétrices du ganglion cérébroïde de Golfingia elongata (Sipunculien), se montre favorable à cette dernière conception.

b - Conditions d'élevage - Techniques

Des N. pelagica épitoques ont été récoltées à Wimereux, à la fin du mois de mars. La fécondation s'est effectuée au Laboratoire de Biologie Animale de Lille. Les larves ont été élevées dans de grands cristallisoirs. Ces derniers sont remplis d'une eau de mer filtrée deux fois mais non stérilisée et partiellement renouvelée chaque jour.

Une fixation échelonnée de ces larves a été réalisée.

Pour la microscopie photonique, le liquide de Bouin-Hollande dépourvu d'acide acétique a été utilisé. Afin de permettre une meilleure orientation des pièces, une micro-inclusion dans la gélose a précédé l'inclusion définitive dans la paraffine. Les coupes frontales d'une épaisseur de 4 μ ont été colorées par la technique de CLARK.

Le mode de fixation employé pour l'examen au microscope électronique de cerveaux de vers plus âgés (cf. "Matériel, Techniques et Terminologie") s'est révélé très médiocre pour les très jeunes larves. Dans cette étude préliminaire, il ne sera donc tenu compte que des observations faites, en microscopie électronique, sur des larves ayant au moins huit métamères.

c - Observations (Pl. 70 à 72)

L'examen du ganglion sus-oesophagien des larves s'est révélé assez décevant dans la recherche des stades de différenciation des cellules sécrétrices. En microscopie photonique, tous les neurones présentent^{un} aspect analogue, assez voisin de celui des cellules VI du ver plus âgé : taille petite, rapport nucléoplasmique élevé ; le cytoplasme, souvent chromophile, est parfois légèrement fuchsophile. La morphologie infrastructurale de la plupart de ces neurones rappelle également celle des cellules VI. Il convient toutefois de noter que certaines cellules, localisées dans la moitié postérieure du cerveau en particulier, renferment des grains élémentaires parfois nombreux. L'aspect de ces derniers est malheureusement très différent de celui qui caractérise les neurones de vers plus âgés et il est impossible, actuellement, de conclure sur la différenciation rapide de types cellulaires déterminés. La

forme bipolaire de quelques neurones et la densité relativement faible aux électrons des grains qu'ils renferment peut laisser envisager, d'une façon très hypothétique, qu'il s'agit de cellules I.

D'autres neurones possèdent des grains à contenu plus dense mais la morphologie des péricaryones, de même que leur localisation, ne permettent pas de présager de la nature de ces cellules.

Comme nous l'avons déjà mentionné, ce n'est que chez la Nereis possédant vingt à quarante métamères que la plupart des cellules sécrétrices du cerveau sont suffisamment chargées en matériel pour pouvoir être visualisées en microscopie optique et que leur morphologie infrastructurale atteint une différenciation importante.

2) Vers immatures (depuis 20 métamères) et Heteronereis (Figure 21)

Type cellulaire I - L'étude au microscope optique permet de préciser que des cellules fortement fuchsinophiles sont déjà nombreuses dans la région caudale du cerveau de vers ayant trente métamères ; leur nombre maximal est atteint lors de l'apparition des produits génitaux dans le coelome et ne varie pas d'une façon sensible jusqu'à la maturité sexuelle de l'animal. Il convient d'insister sur le fait que des axones chargés de matériel fuchsinophile ne sont observés au niveau du complexe cérébrovasculaire (cf. chapitre IV) que chez les jeunes Nereis. Cette constatation semble indiquer que les cellules I du noyau 20 ont une fonction neurosécrétoire sensu stricto et que celle-ci diminue chez le ver âgé. La comparaison entre l'infrastructure des cellules I présentées sur les planches 14 et 15 permet de supposer une activité sécrétoire plus intense (plusieurs corps de Golgi actifs) chez le ver indifférencié sexuellement que chez la Nereis plus âgée (dans l'exemple choisi, ♀ avec diamètre ovocytaire voisin de 120 μ).

L'étude des terminaisons axonales au niveau du complexe cérébrovasculaire (cf. chapitre IV) apportera d'autres arguments en faveur de cette hypothèse relative à l'évolution de l'activité sécrétoire de ces cellules.

Type cellulaire II - Comme pour les autres types cellulaires, il n'est pas encore possible de préciser la période exacte qui correspond à la différenciation des cellules II. Nous avons déjà mentionné que dans les stades larvaires, la morphologie infrastructurale des neurones ne permet pas le repérage des différents types cellulaires.

Nous pouvons néanmoins, dès maintenant, préciser que chez le ver indifférencié sexuellement ayant plus de quarante métamères, les cellules II sont déjà actives. Elles n'atteignent toutefois leur nombre maximal (une quarantaine par noyau ganglionnaire) que chez le ver d'âge moyen ; elles bordent alors postérieurement tout le noyau 20 et sont donc, à partir de ce stade, faciles à repérer en microscopie électronique. Il est probable que les neurones II dont l'affinité pour le vert lumière et la taille du péricaryone et du nucléole semblent croître jusque la maturité sexuelle de l'animal se différencient plus tardivement que les cellules I. Dans les péricaryones de l'Heteronereis, des corps de Golgi sont encore présents et fonctionnels mais les saccules sont dilatés et tendent à s'enrouler (nous n'excluons toutefois pas l'hypothèse d'un artefact de fixation pour ces cellules peut-être physiologiquement plus fragiles). L'ergastoplasme devient plus abondant, apparaît plus dilaté et contribue vraisemblablement, au moins en partie, à la formation de citernes à paroi agranulaire présentes aussi bien dans le péricaryone que dans l'axone ; des enroulements ergastoplasmiques assez lâches peuvent être observés au niveau du cône d'émergence de l'axone. Les grains 2 acquièrent une dimension (souvent supérieure à 2000 Å) et une densité maximales chez l'Heteronereis et cette caractéristique permet d'affirmer que c'est effectivement ce type de grains que l'on peut encore observer en abondance dans des terminaisons axonales situées au niveau du complexe cérébrovasculaire de vers âgés (cf. chapitre IV). Pour cette deuxième catégorie de cellules neurosécrétrices, l'étude infrastructurale des terminaisons axonales est nécessaire pour évaluer les variations de l'activité sécrétoire concomitantes de l'âge de la Nereis.

Type cellulaire III - Les neurones III sont déjà présents lorsque l'animal ne possède qu'une quarantaine de métamères mais atteignent leur nombre maximal (quinze environ) chez le ver d'âge moyen. Comme celui des cellules II, le matériel sécrétoire présente une évolution dans son affinité tinctoriale. Après traitement par la technique de CLARK, il est brun orangé chez le ver d'âge moyen, brun verdâtre chez l'Heteronereis. Cette modification de la chromophilie des cellules III est concomitante d'une variation de l'infrastructure des grains élémentaires (accroissement à la fois du volume des grains et de la densité de leur contenu (DHAINAUT-COURTOIS, 1967)).

Type cellulaire IV - L'évolution morphologique et la signification physiologique des cellules IV seront envisagées dans le chapitre III. Il convient toutefois de mentionner que cette catégorie cellulaire est déjà

représentée chez une jeune Nereis de quatorze métamères mais que la différenciation maximale des cellules IV n'est atteinte que chez l'Heteronereis (DURCHON et FREZAL, 1955).

Type cellulaire V - L'affinité tinctoriale relativement faible et la richesse en corps de Golgi de certains neurones "ordinaires" sont deux caractéristiques qui pourraient paraître paradoxales si l'on ne songeait à une élimination quasi permanente du matériel synthétisé ; elles rendent difficile l'étude du cycle sécrétoire de ces cellules. Celles-ci atteignent leur taille maximale chez le ver d'âge moyen et ne présentent pas de variations sensibles dans leur activité sécrétoire jusque la maturité sexuelle de l'animal.

Il convient néanmoins de noter que, dans certaines conditions expérimentales (culture organotypique, régénération de la région postérieure du corps, par exemple), ce sont néanmoins des neurones "ordinaires" qui présentent des variations tinctoriales. Ces dernières sont peut-être observées parce qu'une modification dans la chromophilie d'un neurone ordinairement peu coloré est plus apparente qu'au niveau d'un neurone présentant toujours une grande affinité tinctoriale. Il est possible également que ces variations soient le reflet d'une intervention effective et rapide de cette catégorie cellulaire dans l'intégration de certains stimuli (cf. chapitre VII et Discussion générale).

Type cellulaire VI - Il a été précisé antérieurement que ce type de neurones caractérise essentiellement les corpora pedunculata. A l'exception de l'augmentation du volume cellulaire concomitante de l'âge du ver et que l'on observe d'ailleurs pour la majorité des neurones, les cellules VI ne présentent pas d'évolution nette. On peut noter néanmoins, chez le ver âgé, une répartition plus rare des corps de Golgi et des corps denses voisins.

C - RECHERCHE DES TYPES CELLULAIRES I-VI CHEZ D'AUTRES NEREIDAE

Cette étude n'a, jusqu'à présent, été réalisée qu'en microscopie optique.

Type cellulaire I - La fuchsine-paraldéhyde permet de visualiser très nettement, chez toutes les espèces envisagées (cf. "Matériel, Techniques et Terminologie"), des neurones généralement unipolaires et répartis dans la plupart des noyaux ganglionnaires, les noyaux 20 et 22 en particulier. Les trajets des axones chargés de matériel fuchsinophile peuvent être observés dans les parties antérieure et postérieure du neuropile d'un ver immature.

Ils sont néanmoins plus importants dans la région caudale ; cette observation ne peut surprendre puisque c'est effectivement dans la moitié postérieure du cerveau que sont situées la plupart des cellules très fuchsinophiles.

Lors de la description du type cellulaire I chez une N. pelagica d'âge moyen (A), nous avons déjà insisté sur le fait que beaucoup de neurones "ordinaires" présentent une fuchsinophilie souvent faible mais parfois moyenne et que certains axones se terminant dans le neuropile sont probablement visualisés par la fuchsine paraldéhyde.

La distinction entre cellules I (I_c , cf. A) et neurones "ordinaires" (cellules V) est donc très délicate en microscopie optique. Le fait semble particulièrement frappant lorsque l'on compare les ganglions cérébraux de N. pelagica et de N. diversicolor ; chez cette dernière espèce, remarquable par l'abondance du matériel fuchsinophile présent dans les périocaryones et dans la zone du neuropile où convergent les axones, des cellules nerveuses fortement fuchsinophiles occupent l'emplacement de neurones peu chromophiles chez N. pelagica (région la plus ventrale du noyau 20 et noyau 22).

Type cellulaire II - Après oxydation permanganique en milieu acide, les neurones II présentent une légère affinité pour la fuchsine paraldéhyde, mais, contrairement aux cellules I, ils conservent une légère acidophilie qui permet de les colorer en vert par la technique de CLARK.

Nous avons observé des neurones II chez toutes les espèces de Nereidae que nous avons étudiées. Il convient néanmoins de mentionner que, si chez certaines (P. cultrifera, en particulier), les neurones II ont un aspect et une répartition analogues à ceux de N. pelagica, il n'en est pas de même pour N. diversicolor, par exemple. Chez ^{cette} Polychète, les cellules II, disséminées parmi les cellules fortement fuchsinophiles, sont souvent plus petites, plus fuchsinophiles et peuvent présenter des caractères acidophiles nettement plus marqués (présence de mottes et même de flaques orangéophiles dans le cytoplasme). C'est néanmoins chez N. diversicolor où la partie proximale de l'axone est plus large que chez la plupart des autres espèces étudiées que le cheminement du produit sécrété peut être observé le plus facilement.

Type cellulaire III - Uniquement localisés dans le noyau ganglionnaire 18 ("ganglion nucal"), les neurones III sont unipolaires et diffèrent donc des autres neurones généralement fusiformes qui caractérisent ce noyau. Ils existent chez toutes les espèces envisagées mais sont particulièrement grands et abondants (quinze environ) chez N. pelagica.

Type cellulaire IV - Les cellules IV ont également été retrouvées chez toutes les espèces étudiées. Leur morphologie varie peu. Il convient de noter une modification observée chez P. cultrifera. Chez cette espèce, les produits synthétisés se rassemblent non en gouttelettes multiples mais en un lobule unique (cf. chapitre III).

Type cellulaire V - Les cellules classées arbitrairement dans cette catégorie cellulaire sont de loin les plus abondantes puisqu'elles correspondent à ce que l'on a coutume d'appeler les neurones "ordinaires".

Leur forme et leur taille sont variables mais leur répartition est relativement homogène chez les différentes espèces. La fuchsinophilie des neurones V (ceux des noyaux 20 et 22 en particulier) après oxydation permanganique apparaît néanmoins beaucoup plus importante chez N. diversicolor. Chez cette Nereis, les trajets d'axones chargés de matériel fuchsinophile et convergeant vers la moitié postérieure du neuropile sont particulièrement visibles (Pl. 12, fig. a). La distinction entre cellules I et V est malheureusement encore plus délicate et c'est l'une des raisons pour lesquelles nous avons préféré utiliser comme espèce type de notre étude morphologique, une autre Nereis, également commune à Wimereux, N. pelagica.

Il convient aussi de mentionner une variation relative au noyau ganglionnaire 26 (ganglion "optique" des auteurs) ; ce dernier n'est très développé que chez N. diversicolor, N. irrorata et Eunereis longissima. Cette répartition inconstante explique sans doute les divergences d'opinion relatives à la morphologie et à la localisation de ce noyau (cf. chapitre I).

Type cellulaire VI - Les cellules VI se présentent sous un aspect analogue chez toutes les espèces envisagées. Nous avons mentionné antérieurement que ces neurones caractérisent essentiellement les corpora pedunculata dont le nombre est variable (cf. chapitre I, Tableau II).

D - COMPARAISON ENTRE LES TYPES CELLULAIRES I-VI ET CEUX DECRITS ANTERIEUREMENT DANS LE GANGLION SUS-OESOPHAGIEN DES NEREIDAE

Nous envisagerons successivement les données relatives à la microscopie optique et à la microscopie électronique.

1) Microscopie optique

Différents types de cellules glandulaires, parfois appelées abusivement neurosécrétrices (KNOWLES et BERN, 1966), ont été observés chez les Nereis. Les travaux sont nombreux et les techniques utilisées disparates. Pour notre comparaison, nous ne nous référerons qu'aux travaux les plus complets dans lesquels les types cellulaires décrits peuvent être homologués avec quelque certitude à ceux observés pour la première fois par B. SCHARRER (1936, 1937). Des équivalences ont déjà été recherchées (GABE, 1954 ; HERLANT-MEEWIS et VAN DAMME, 1962 b ; GOLDING, 1967c) entre les types cellulaires mentionnés d'abord par B. SCHARRER (1936, 1937) et SCHAEFER (1939) puis HERLANT-MEEWIS (1962 b), HAUENSCHILD et FISCHER (1962) et TAKEUCHI (1965). Pour faciliter la comparaison et sur les conseils de Monsieur le Professeur Gabe, nous avons traité nos préparations histologiques de ganglion sus-oesophagien par les techniques utilisées par les auteurs cités précédemment (Tableau VI) ; des divergences relatives aux caractères de colorabilité des cellules, dues au procédé même de coloration (différenciation plus ou moins longue, par exemple), sont malheureusement inévitables.

Type cellulaire I - Sa caractéristique essentielle est son intense fuchsinophilie.

Lors de l'étude morphologique des cellules I (cf. A), nous avons insisté sur le fait que toutes les cellules fortement fuchsinophiles ne possèdent probablement pas les mêmes caractères infrastructuraux. Il semble que l'on puisse distinguer trois sous-types représentés respectivement par les cellules des régions dorsale et ventrale du noyau 20 et par les autres cellules fuchsinophiles du cerveau.

GABE (1954), HERLANT-MEEWIS et VAN DAMME (1962 b), GOLDING (1967c), ont déjà mentionné l'équivalence très probable entre les cellules "a" de B. SCHARRER et les neurones présentant une forte affinité pour la fuchsine paraldéhyde (cellules "NS 1" de HERLANT-MEEWIS et VAN DAMME) situés dans la région postérieure du cerveau des Nereis. Il est donc possible de penser que toutes les cellules I du noyau 20 (I_a et I_b) correspondent aux cellules "a". Etant donné les localisations respectives décrites par B. SCHARRER (1937), on peut néanmoins se demander si les cellules I_b de la région ventrale du noyau 20 ne sont pas homologues de certaines cellules "c" ; la majorité de ces dernières étant, comme nous le verrons prochainement, équivalentes de nos cellules II. Les autres cellules fuchsinophiles (I_c) du cerveau n'ont pas retenu l'attention de B. SCHARRER.

Les cellules I sont peut-être à rapprocher, au moins en partie, des cellules fuchsinophiles "A", "B", "C" et "D" décrites chez d'autres Nereidae par TAKEUCHI (1965). L'homologie probable des cellules "A" et "B" avec les cellules "a" de B. SCHARRER est donnée par TAKEUCHI lui-même. Les cellules "A" sont de forme ovale. Les unes, situées dans le noyau ganglionnaire 17 (vraisemblablement 17 selon l'interprétation de HERLIANT-MEEWIS et VAN DAMME, région dorsale du noyau 20 selon nous) ont environ 30 μ de long, 15 à 20 μ de large et correspondent probablement aux cellules I_a pour la plupart bipolaires que nous avons observées au voisinage du nerf XVI, dans la région dorsale du noyau ganglionnaire 20. Les autres, plus rares, sont grandes (35 à 50 μ de long, 20 à 30 μ de large) et localisées dans le noyau 20 (région ventrale du ganglion 20, selon notre interprétation) ; elles correspondent peut-être aux cellules I_b unipolaires que nous avons décrites dans la région ventrale du ganglion 20. Mais, contrairement à ce que nous avons mentionné pour les cellules I du noyau 20 de toutes les espèces de Nereis que nous avons étudiées, aucun cheminement axonal du produit élaboré n'a été observé par TAKEUCHI.

Les cellules "B", piriformes (longueur, 15 à 20 μ et largeur, 8 à 10 μ) existent dans presque tous les noyaux ganglionnaires des régions postéro-ventrale et antérodorsale du cerveau. Il est possible que les cellules "B" correspondent à des cellules I ; mais, étant donné leur très large répartition, il n'est pas impensable que la plupart soient homologues à des neurones "ordinaires" (type cellulaire V), moyennement fuchsinophiles.

Les neurones "C" et "D", de forme irrégulière (15 μ environ de diamètre) et localisés dans les noyaux ganglionnaires antérieurs, correspondent vraisemblablement, selon TAKEUCHI, aux cellules fuchsinophiles décrites dans le noyau 4 de N. diversicolor par CLARK et BONNEY (1960), HERLIANT-MEEWIS et VAN DAMME (1962 b) ; ils sont donc peut-être homologues de cellules I_c . Des études infrastructurales seraient nécessaires pour parfaire cette comparaison.

Type cellulaire II - La morphologie et la localisation des cellules II à la périphérie des régions moyenne et ventrale du noyau 20 permettent de penser qu'elles appartiennent au type "c" de B. SCHARRER et de SCHAEFER et aux cellules "NS 2" de HERLIANT-MEEWIS et VAN DAMME.

GABE (1954), HERLIANT-MEEWIS et VAN DAMME (1962 b) ont émis l'hypothèse que les cellules "a" et "c" de B. SCHARRER pourraient représenter deux stades d'activité d'une même cellule. L'étude comparée des cellules I et II (donc "a" et "c", vraisemblablement) apporte certains critères (nombre,

localisation, morphologie, en particulier) permettant d'affirmer la dualité des neurones I et II.

Type cellulaire III - Les neurones III, unipolaires, généralement de grande taille chez N. pelagica, même chez des animaux indifférenciés sexuellement, n'ont pas, à notre connaissance, encore été mentionnés dans le noyau 18. Ils ne correspondent pas comme le pense GOLDING (1967c) aux cellules "b" décrites par B. SCHARRER et classés par nous, au moins temporairement, dans le type cellulaire V (cf. type cellulaire V).

Les cellules III, petites chez certaines espèces (N. diversicolor, par exemple), n'ont peut-être pas été observées. Il est possible également que les cellules III, de grande dimension chez N. pelagica, aient été confondues avec des cellules II ("c" de B. SCHARRER), les méthodes de coloration utilisées jusqu'alors ne permettant pas de distinguer ces cellules dont la morphologie est relativement voisine.

Il est impossible que les cellules II et III représentent deux stades différents d'une même cellule ; leurs localisations, beaucoup plus facilement repérables sur des coupes frontales que transversales, sont différentes. Les caractères infrastructuraux plaident également en faveur de cette distinction ; les péricaryones et les grains élémentaires sont morphologiquement différents. Il convient d'insister sur le fait que, chez N. diversicolor, les cellules localisées dans le noyau 20 et montrant des mottes orangéophiles dans leur cytoplasme, représentent un aspect particulier des cellules II. Elles ne sont par conséquent pas homologues des cellules III ; ces dernières caractérisent le noyau 18.

Type cellulaire IV - Les cellules IV ont un aspect très caractéristique et une localisation si définie que l'on peut affirmer qu'elles correspondent au type "d" de B. SCHARRER. Elles ont souvent été considérées comme représentant un stade particulier de neurones dont le cytoplasme se vacuoliserait. Il est en effet tentant, lors d'une observation au microscope photomicroscopique, de faire un rapprochement entre les cellules II présentant des mottes orangéophiles chez N. diversicolor et des cellules IV. L'étude au microscope électronique permet, par contre, de considérer ces cellules comme appartenant à un type cellulaire particulier ; d'autre part, certaines figures (cf. chapitre III) plaident en faveur de la nature épidermique de ces cellules considérées auparavant (B. SCHARRER, 1936, 1937) comme étant des "Drüsennervenzellen". Les cellules IV correspondent en partie aux cellules "E" de

TAKEUCHI (1965) pour lesquelles l'auteur décrit également un cycle sécrétoire.

Type cellulaire V - Les neurones "ordinaires" dont les caractères sécrétoires sont souvent peu décelables en microscopie optique n'ont généralement pas retenu l'attention des premiers auteurs. C'est, comme nous l'avons précisé lors de l'étude du type cellulaire III, dans cette catégorie cellulaire que nous classons les cellules "c" de B. SCHARRER ("neurosensory cells" de TAKEUCHI). Celles-ci (Pl. 24) ont une morphologie qui rappelle davantage celle des cellules I de la région dorsale du noyau 20 (cellules "a" de B. SCHARRER) que celle des neurones voisins (n 18, Pl. 23, fig. b et Pl. 24). L'aspect particulier des noyaux semble relativement caractéristique de ces deux types de cellules (Pl. 14 et 24) ; le contenu des grains élémentaires situés dans les péricaryones n'atteint jamais une forte densité aux électrons. Il convient néanmoins de noter une hétérogénéité importante dans l'opacité des grains des cellules "b".

Il est actuellement impossible de préciser où se terminent les axones des cellules "b". La présence, au niveau du complexe cérébrovasculaire, de sections d'axones chargés uniquement de grains d'homogénéité constante semble infirmer la nature neurosécrétoire de ces cellules. C'est pourquoi, nous préférons classer, temporairement au moins, les cellules "b" parmi les neurones "ordinaires".

Les cellules V correspondent peut-être, au moins en partie, à certaines cellules appartenant aux types cellulaires "B", "C" et "D" de TAKEUCHI.

Type cellulaire VI - Les cellules à fonction sécrétoire présumée ont seules retenu l'attention des premiers auteurs ; les cellules VI qui caractérisent essentiellement les corpora pedunculata ne correspondent donc à aucun type cellulaire décrit antérieurement.

Dans notre recherche d'équivalences possibles, nous n'avons, jusqu'à présent, tenu compte que des travaux de B. SCHARRER et de SCHAEFER, HERLIANT-MEEWIS et VAN DAMME, et TAKEUCHI.

La comparaison entre les types cellulaires I-VI et ceux décrits par HAUENSCHILD et FISCHER (1962) dans le ganglion cérébral de Platynereis dumerilii est en effet particulièrement délicate. Ces auteurs mentionnent trois types cellulaires.

Les cellules correspondant au type cellulaire "1", à la fois colorables par l'hématoxyline et par la phloxine de Gomori, sont localisées dans

TABLEAU V

EQUIVALENCES POSSIBLES ENTRE LES DIFFERENTS TYPES CELLULAIRES DECRITS EN MICROSCOPIE OPTIQUE CHEZ LES POLYCHETES NEREIDAE^a

Références (Auteurs et Polychètes étudiées)	Types cellulaires					
	I	II	III	IV	V	VI
DHAINAUT-COURTOIS (1966 c, 1967) : <u>N. pelagica</u> , <u>N. diversicolor</u> , <u>N. irrorata</u> , <u>Eunereis longissima</u> , <u>Perinereis cultrifera</u> , <u>Platynereis</u> <u>dumerilii</u> .						
B. SCHARRER (1936, 1937) : <u>N. virens</u> , <u>N. diversicolor</u> , <u>N. pelagica</u> .	a ; c (en partie) ?	c (en majorité)	-	d		b
SCHAEFER (1939) : <u>N. diversicolor</u>	<u>a</u>	<u>c</u>		<u>d</u>		<u>b</u>
HERLANT-MEEWIS et VAN DAMME (1962 ^b) : <u>N. diversicolor</u>	<u>NS₁</u>	<u>NS₂</u>				
HAUENSCHILD et FISCHER (1962) : <u>Platynereis dumerilii</u>	<u>1</u>	1 ?	?	<u>2</u>	1	<u>3</u>
TAKEUCHI (1965) : <u>N. japonica</u> , <u>Tylorrhynchus heterochaetus</u>	<u>A</u> ; <u>B</u> ; C et D (en partie) ?			<u>E</u> (en partie)	B, C et D (en partie) ?	<u>nsc^b</u>

^a Sont soulignés les types cellulaires dont l'équivalence probable avec ceux décrits par B. SCHARRER a déjà été mentionnée par les auteurs eux-mêmes ou par GOLDING (1967).

^b nsc, "neurosensory cells".

TABLEAU VI

COMPARAISON ENTRE LES AFFINITES TINCTORIALES DES CELLULES "a," "b," "c," "d" (B. SCHARRER) RAPPORTEES PAR B. SCHARRER (1936, 1937),
DEPRETIN (1955) ET GABE (1954) ET CELLES DES CELLULES I-VI DU GANGLION SUS-OESOPHAGIEN DES NEREIS^a

Colorations	Types cellulaires										
	I	a	II	c la majorité	III	IV "Sécrétion"	d	V (n. 18)	b	V la majorité	VI Caryochromes
Fuchsine de Van Gieson		Col. rouge		Col. rose			Col. rose		Col. rouge		
(Fuchsine de Van Gieson) (après fixation à base de bichromate de potassium)		⊕		⊕			⊕		⊕		
Azan de Heidenhain	Col. rouge	Col. rouge	Col. rouge violacé	Col. bleue ou violette selon différenciation	Col. rouge orangé	Col. rouge violacé	Col. bleue ou violette selon différenciation	Col. bleutée	Col. bleue	Col. bleutée	
(Hotchkiss-Mc Manus (A.P.S.))	±	⊕	+	⊕	++	-	⊕	±	⊕	±	
Gomori (hématoxyline chromique-phloxine)	++	⊕	+	⊕ très lég ^t	±	+	⊖	±	⊕	±	
(Fuchsine paraldéhyde)	++	⊕	±	⊕	±	-	⊕ (très lég ^t)	±	⊕	±	
(Fuchsine d'Altmann)	+	⊕	++	⊕	++	++	⊕	±	⊕	±	

^a Les types cellulaires dont l'équivalence a pu être établie, au moins partiellement, sont réunis dans une même colonne. Col., Coloration ; Lég^t, légèrement ; ⊖ et ⊕, réactions négative ou positive mentionnées par Gabe (1954) ; -, ±, +, ++, réactions relatives aux cellules I-VI, respectivement, négative, légère ou douteuse, positive, intense.



les régions antérosupérieure et postéroinférieure du ganglion cérébral, surtout dans les noyaux 17-18-19 (l'interprétation des noyaux ganglionnaires n'est probablement pas la même que la nôtre) ; les axones sont visibles jusqu'au neuropile. Les cellules I, II et V que nous avons décrites sont plus ou moins fortement colorables par l'hématoxyline de Gomori ; les cellules II et III sont phloxinophiles. S'il est vrai que des trajets axonaux n'ont pu être observés nettement que pour les cellules I et V, beaucoup plus difficilement pour les cellules II, il n'en reste pas moins vrai que les cellules du type cellulaire "1" de HAUENSCHILD et FISCHER peuvent correspondre à la fois à nos cellules I, II, III et V (en partie).

HAUENSCHILD et FISCHER décrivent par ailleurs des cellules fusiformes situées dans la région du noyau 19 ; celles-ci probablement dépourvues d'axone se colorent avec intensité par les méthodes mitochondriales (type cellulaire "2") ; des péricaryones d'aspect analogue existent dans l'épiderme postérieur. Toutes ces cellules sont certainement homologues de nos cellules IV.

Des agglomérations de granules fuchsinophiles mélangés à des pigments bruns, contenus dans des vacuoles entourées d'une fine couche de névroglie caractérisent le type cellulaire "3" de HAUENSCHILD et FISCHER. Il ne s'agit très vraisemblablement pas de cellules I mais de cellules névrogliales dans lesquelles l'étude infrastructurale a révélé la présence de lipofuscines.

Les équivalences possibles entre les différents types cellulaires décrits en microscopie optique sont rapportées dans le tableau V.

2) Microscopie électronique

Seule, une étude récente du ganglion cérébral de N. diversicolor (GOLDING, 1967c) permet une comparaison avec les cellules I-VI de N. pelagica. GOLDING utilise la nomenclature de B. SCHARRER. Il décrit dans la région dorsale du noyau 20 (XIX S, selon cet auteur) des cellules correspondant très certainement aux cellules "a" de B. SCHARRER (donc à nos cellules I_a) caractérisées par la grande densité aux électrons des grains élémentaires contenus dans leur péricaryone. Une différence dans le diamètre moyen des grains (1000 ou 1250 Å) permet de distinguer deux catégories de cellules. La membrane qui limite les grains est rarement visible. GOLDING signale la présence possible, parmi les grains élémentaires, de corps plus gros, apparemment situés dans des citernes de l'"endoplasmic reticulum" (nous ne savons s'il s'agit de réticulum endoplasmique ou d'ergastoplasme). Ce dernier est

généralement localisé autour du noyau mais peut également être observé à la périphérie du corps cellulaire. La morphologie des grains élémentaires observés dans les cellules fuchsinophiles de N. diversicolor et de N. pelagica paraît donc différer par la taille et surtout par la densité du contenu et l'aspect de la membrane. Sans exclure l'hypothèse d'une erreur dans la localisation des types cellulaires étudiés ou d'une différence inhérente à l'espèce, il convient d'envisager la possibilité de variations dues au mode de fixation utilisé.

GOLDING décrit dans la région ventrale des noyaux 20 et 22 (noyau 22 selon cet auteur) plusieurs types de cellules dont certaines correspondent probablement, au moins en partie, au type "c" de B. SCHARRER (donc probablement à nos cellules II). Certaines n'ont pas d'affinité pour la fuchsine paraldéhyde ; leur cytoplasme est riche en "endoplasmic reticulum" et en petites vésicules. Selon GOLDING, ces cellules correspondraient aux neurones "ordinaires" décrits par nous en 1960^(c). Nous pensons qu'il s'agit, en fait, de quelques-uns des nombreux neurones "Va" répartis dans tout le cerveau ; nous n'avons cité les grands neurones du noyau ganglionnaire 22 qu'à titre d'exemple.

D'autres cellules observées par GOLDING toujours dans la région ventrale du noyau 20, possèdent des grains élémentaires de densité moyenne (diamètre moyen : 900 Å).

Enfin les cellules les plus fuchsinophiles du cerveau de N. diversicolor présenteraient un cytoplasme rempli de petites citernes ergastoplasmiques de forme irrégulière. Parfois, de grandes vacuoles résultant probablement de la coalescence de citernes plus petites sont visibles. Les nombreux grains élémentaires (diamètre moyen : 1200 Å) présents dans le péricaryone de telles cellules sont denses aux électrons.

La comparaison entre les observations faites dans cette région du ganglion cérébral des N. diversicolor et pelagica devrait être particulièrement intéressante puisque les cellules I et II existent chez ces deux espèces.

Chez N. diversicolor, les cellules I sont toutefois plus nombreuses ; les cellules II sont plus petites et présentent parfois des caractères nettement plus acidophiles que celles de N. pelagica. Or l'aspect infrastructural des cellules que GOLDING considère comme étant les plus fuchsinophiles du cerveau semble correspondre bien plus à celui que nous avons observé au niveau des cellules II de N. pelagica qu'à celui des cellules I. Le rapprochement paraît donc difficile.

GOLDING mentionne, par ailleurs, la présence dans un certain nombre de noyaux ganglionnaires de neurones sécréteurs qui, vraisemblablement, correspondent à nos neurones "ordinaires" (V). Les terminaisons axonales n'ont généralement pas encore été étudiées et une comparaison est donc impossible. Il convient néanmoins de mentionner que la morphologie des "cellules sensorielles" du noyau 18 de N. diversicolor (cellules "b" de B. SCHARRER) correspond à celle des cellules de N. pelagica. Comme nous, GOLDING pense que rien ne permet de conclure à la nature neurosécrétoire de telles cellules.

IV - DISCUSSION

1) Types cellulaires chez N. pelagica

a - Définition

L'étude cytologique du ganglion sus-oesophagien a permis de définir six types cellulaires (I-VI) ; plusieurs de ces derniers sont généralement représentés dans un même noyau ganglionnaire.

Pour l'examen en microscopie optique, plusieurs techniques de coloration ont été utilisées. Les principales descriptions des cellules I-VI sont toutefois basées sur les affinités tinctoriales de ces dernières après traitement par la technique de CLARK.

Les cellules I-III ont une nature glandulaire affirmée et présentent respectivement une grande affinité pour :

- la fuchsine paraldéhyde (I)
- le vert lumière (II)
- l'orangé G (III)

Les cellules IV sont les seules du cerveau à posséder une structure ampullaire ; elles contiennent de nombreuses gouttelettes d'allure colloïdale.

Les cellules V sont légèrement, parfois moyennement fuchsinophiles ; elles peuvent également présenter une faible affinité pour le vert lumière.

Les cellules VI sont petites et caryochromes.

Certaines cellules peuvent avoir une répartition restreinte à un seul noyau ganglionnaire. C'est ainsi que les cellules II, III, IV et VI sont localisées respectivement dans les noyaux 20, 18, 19 et dans les corpora pedunculata (1 à 3). Il convient néanmoins de noter que certains neurones situés dans les noyaux 16 et 18 ont une morphologie qui rappelle celle des cellules VI des corpora pedunculata. Elles ont peut-être une signification physiologique analogue (cf. chapitre V:III).

Les neurones I et V en particulier sont plus disséminés dans le cerveau. Rappelons que des cellules fuchsinophiles présentant un écoulement axonal du matériel sécrété ont, par exemple, été observées dans les noyaux 4, 7, 14 et 20. C'est néanmoins dans ce dernier noyau que sont situées les cellules I les plus caractéristiques et les plus nombreuses. Nous avons convenu d'appeler :

- I_a et I_b , les neurones très fuchsinophiles localisés respectivement dans les régions dorsale et ventrale du noyau 20,
- I_c , les autres cellules fuchsinophiles disséminées dans le cerveau.

Tous les neurones dont le cytoplasme est abondant mais peu chromophile ont été réunis arbitrairement dans le type cellulaire V (neurones "ordinaires"). Nous avons déjà précisé que, parfois, certaines de ces cellules peuvent présenter une fuchsinophilie moyenne et que la distinction entre cellules I_c et V est alors délicate. Il apparaît donc difficile de préciser, en microscopie optique, l'origine exacte (cellules I ou V) et, par conséquent, la nature du matériel sécrétoire que l'on peut observer dans la région postérieure du neuropile en particulier et au niveau du complexe cérébrovasculaire (cf. chapitre IV).

Une difficulté analogue se retrouve d'ailleurs en microscopie électronique.

Les neurones "ordinaires" (V) sont en effet répartis abondamment dans tous les noyaux ganglionnaires et la plupart contiennent des grains élémentaires dans leur péricaryone. Les variétés de cellules V sont certainement nombreuses mais des différences dans les états physiologiques rendent le polymorphisme encore plus grand ; il nous est donc impossible actuellement de préciser le nombre exact de celles-ci. A l'exception des deux sous-types V_a et V_b dont les terminaisons présynaptiques ont été observées au niveau du neuropile, les trajets axonaux des autres cellules V ne sont pas connus avec précision.

Nous avons tenu à rappeler ces quelques caractéristiques des neurones V avant d'aborder l'étude des cellules I. Ces dernières sont en effet disséminées parmi les neurones "ordinaires" dont l'infrastructure ne semble guère différente. Notons néanmoins que des péricaryones contenant des grains élémentaires d'un diamètre supérieur à celui des grains répartis dans la majorité des neurones voisins (1500 Å, chez une Nereis d'âge moyen) et d'un contenu relativement dense aux électrons représentent peut-être des cellules

fuchsinophiles de la région antérieure du cerveau. Les axones de ces cellules n'ont pas été repérés au-delà du neuropile.

Comme nous le verrons dans le chapitre V, si nos déductions s'avèrent exactes, la morphologie de ces cellules I (I_c) serait à rapprocher davantage de celle des cellules fuchsinophiles de la chaîne nerveuse (cellules A) que de celle des autres cellules fuchsinophiles (I_a et I_b) localisées dans le noyau ganglionnaire 20. Il paraît en effet établi que ces dernières possèdent des grains (diamètre, 1200 à 1500 Å) à contenu peu dense aux électrons. Des terminaisons axonales renfermant des grains de morphologie analogue ayant été repérées au niveau du complexe cérébrovasculaire (cf. chapitre IV), nous avons émis l'hypothèse que ces cellules pourraient avoir une fonction neuro-sécrétoire sensu stricto.

Il est donc possible de postuler, dès maintenant, que toutes les cellules I n'ont pas une nature identique.

Ces constatations sont à rapprocher des observations réalisées chez Theromyzon rude par HAGADORN (1962^{a et b}). Cet auteur décrit plusieurs types de neurones (α , β et δ). La distinction est, comme la nôtre, basée sur les affinités tinctoriales des différentes cellules lors d'une coloration par la technique de CLARK :

- les cellules α sont fuchsinophiles,
- les cellules β présentent une affinité pour le vert lumière ou l'orangé G,
- les cellules δ , peu chromophiles, correspondent aux neurones "ordinaires".

Tous ces neurones seront comparés ultérieurement (cf. Discussion générale) aux cellules I-VI des Nereis mais il convient de remarquer dès maintenant que, parmi les cellules fuchsinophiles, HAGADORN distingue trois sous-classes : $\alpha 1$, $\alpha 2$ et $\alpha 3$. Les deux premières fortement fuchsinophiles pourraient, selon l'auteur, représenter deux stades différents d'une même cellule. La troisième sous-classe appartient, par contre, à une autre catégorie cellulaire dont l'affinité pour la fuchsine paraldéhyde est intermédiaire à celle des cellules $\alpha 1 - \alpha 2$ et des neurones "ordinaires".

Leur affinité respective pour la fuchsine paraldéhyde rend donc possible un certain rapprochement morphologique entre les cellules de Theromyzon et de Nereis ($\alpha 1 - \alpha 2$ et I_a et I_b du noyau 20 d'une part, $\alpha 3$ et I_c , d'autre part).

Ces observations réalisées chez deux Annélides différentes semblent confirmer la présence éventuelle de plusieurs catégories de cellules fuchsino-philes chez les Nereis.

Si les infrastructures de tous les neurones I et V ne sont pas encore totalement connues, celles des cellules II, III, IV et VI dont la répartition est beaucoup plus restreinte ont pu être décrites avec beaucoup de certitude (Tableau IV).

Deux types cellulaires (II et IV) apparaissent particulièrement intéressants. La fonction neurosécrétoire des cellules II étant établie, il paraît vraisemblable que celles-ci, comme les cellules I du noyau 20 contrôlent certains phénomènes vitaux de la Nereis (cf. Discussion gén.). La morphologie des cellules IV laisse présumer que celles-ci appartiennent à un organe photorécepteur dont la signification physiologique sera discutée ultérieurement (chapitre III et Discussion générale).

Parmi les autres neurones, les cellules III ont un aspect caractéristique, très différent de celui des neurones "ordinaires". Les grains de sécrétion sont nombreux et volumineux. Aucune terminaison axonale pouvant appartenir à des cellules III n'a cependant été observée au niveau du complexe cérébrovasculaire et celles-ci ne peuvent donc être considérées comme neurosécrétrices sensu stricto.

Nous avons mentionné que les cellules VI sont, par contre, très pauvres en grains élémentaires et que leur morphologie rappelle celle des nombreuses cellules embryonnaires que l'on peut observer chez la larve.

b - Evolution

Il est actuellement impossible de préciser si les jeunes Nereis ayant de huit à quatorze métamères possèdent des cellules neurosécrétrices. Comme nous le verrons dans le chapitre IV, aucune terminaison axonale chargée de grains élémentaires n'a en effet été observée au niveau du complexe cérébrovasculaire. Cette absence apparente de phénomènes neurosécrétoires, chez une Nereis de cet âge, qui semble en contradiction avec des résultats expérimentaux relatifs à la présence du principe inhibiteur de la sexualisation chez une larve de trois métamères (HAUENSCHILD, 1963 ; DURCHON, 1970), sera discutée à la fin de ce mémoire.

Nous ne pouvons a fortiori confirmer la présence, chez les larves trochophores de Nereis de cellules "neurosécrétrices" telles que KORN (1958) en a décrites chez Harmothoë (cf. B). Il convient toutefois de remarquer

que les observations de KORN ont été réalisées au microscope optique. Etant donné la très faible différenciation du complexe cérébrovasculaire à ce stade, il est possible de se demander si les cellules fuchsinophiles ne sont pas des neurones "ordinaires" impliqués, par exemple, dans l'élaboration de substances de type médiateur chimique, plutôt que des cellules neurosécrétrices sensu stricto. BUZNIKOV et al. ⁽¹⁹⁶⁴⁻ ~~1968~~) travaillant sur l'oursin Strongylocentrotus dröbachiensis ont montré que les taux de neurohumeurs (sérotonine, acétylcholine et catécholamines) varient chez l'embryon ; ces auteurs émettent l'hypothèse que ces substances pourraient jouer un rôle dans la régulation de la division cellulaire.

Nos examens réalisés au microscope électronique sur des Nereis légèrement plus âgées laissent présumer qu'une différenciation importante des cellules sécrétrices a lieu entre les stades correspondant à une longueur de corps de huit à quatorze métamères. Il apparaît que les synthèses commencent dans des neurones dont l'aspect est encore voisin de celui de cellules embryonnaires mais non dans des cellules épidermiques. Ces observations, conformes à l'opinion de HANSTRÖM (1954) pour qui la cellule neurosécrétrice est un neurone modifié, semblent donc contraires à la conception de CLARK (1956). Nous avons mentionné précédemment que cet auteur considère que la cellule neurosécrétrice dérive d'une cellule épidermique glandulaire et qu'elle n'acquiert ses caractères neuronaux que secondairement.

Lors de l'exposé de nos résultats de microscopie électronique, nous avons insisté sur le fait que les cellules sécrétrices de la très jeune Nereis, à l'exception des cellules IV dont la nature nerveuse est d'ailleurs douteuse (cf. chapitre III), sont morphologiquement très différentes de celles de vers plus âgés ; elles ne peuvent donc être rattachées aux types cellulaires I-VI.

C'est en nous basant sur les affinités tinctoriales des cellules sécrétrices les plus caractéristiques (I, II et III) avec les réserves qui s'imposent (l'absence ou au contraire l'importance de la chromophilie n'ayant qu'une valeur indicative toute relative pour déceler d'éventuelles activités sécrétoires) que nous émettons l'hypothèse que les cellules I (celles du noyau 20 en particulier) se différencient les premières. Leur présence est déjà décelable en microscopie optique chez une jeune Nereis ayant de vingt à trente métamères tandis que les cellules II et III ne peuvent être observées nettement qu'à partir du stade correspondant à une longueur de quarante métamères.

Nos observations relatives à la différenciation apparente des cellules fuchsinophiles chez les Nereis sont à rapprocher de celles réalisées sur Harmothoë (KORN, 1958). Rappelons que cet auteur a décrit la présence, chez la larve trochophore, de cellules "neurosecrétices" ; celles-ci, selon l'auteur, disparaissent après la réduction du prototroque et les traductions morphologiques du processus sécrétoire ne redeviennent nettes que chez les animaux de vingt-huit métamères.

L'étude de l'évolution des cellules sécrétrices réclame l'examen comparé des péricaryones et des terminaisons axonales. Les résultats en seront donc précisés ultérieurement dans le chapitre (IV) consacré au complexe cérébrovasculaire. Il convient toutefois de mentionner dès maintenant que l'activité des cellules I, importante chez le ver de soixante métamères environ et encore indifférencié sexuellement, paraît inexistante chez des vers d'âge moyen (♀ ayant un diamètre ovocytaire voisin de 60 µ). L'évolution des cellules II, III et IV est, par contre, presque unidirectionnelle ; il est néanmoins probable qu'un fléchissement de l'activité des cellules II et III survient chez les vers âgés sub-épitoques et chez les Heteronereis. Ces constatations sont résumées sur la figure 21.

2) Types cellulaires chez les Nereidae

Notre étude comparative n'a jusqu'à présent été réalisée qu'en microscopie optique. Nous avons pu montrer qu'à l'exception de variations inhérentes à l'espèce, surtout sensibles chez N. diversicolor, les différents types cellulaires décrits chez N. pelagica sont toujours présents.

Nous venons de voir que les techniques de coloration (celle de CLARK en particulier) actuellement utilisables en microscopie optique pour l'étude des cellules nerveuses nous ont permis de décrire un certain nombre de types cellulaires (I-VI) dont les principales caractéristiques sont rapportées dans les tableaux III, IV et VI. La plupart ont été retrouvés (Tableau IV) au microscope électronique et leur nature a pu ainsi être mieux définie.

La comparaison entre les types cellulaires I-VI et ceux décrits antérieurement chez les Nereidae montre que les homologues ne sont pas toujours établies avec facilité et avec certitude (Tableaux V et VI).

Les cellules I correspondent, en partie, aux cellules "a" et peut-être à quelques cellules "c" (B. SCHARRER, 1936, 1937). Le problème posé par la présence de cellules fuchsinophiles dans d'autres régions du ganglion cérébral sera à nouveau envisagé dans les chapitres suivants (IV, V et Discussion générale).

Les cellules II sont vraisemblablement homologues de la plupart des cellules "c" (B. SCHARRER).

Ces deux types cellulaires (I et II) ont des terminaisons axonales au niveau du complexe cérébrovasculaire ; ils ne représentent pas deux stades évolutifs d'une même cellule.

Les cellules III ne correspondent à aucune catégorie cellulaire précédemment décrite. L'aspect de leur péricaryone rappelle celui des cellules neurosécrétrices mais la localisation exacte de leurs terminaisons axonales n'est pas encore connue.

Les cellules IV représentent les cellules "d" (B. SCHARRER). Elles sont associées à une cellule neurosensorielle mais ne semblent pas être, elles-mêmes, de nature nerveuse ; la signification du matériel élaboré au niveau de l'appareil de Golgi sera discutée dans le chapitre suivant.

L'examen au microscope électronique révèle également l'importance des neurones dits "ordinaires" (V) qui, jusqu'à présent, n'avaient pas retenu l'attention des auteurs et dont la fonction sécrétoire n'est plus à démontrer.

Les neurones VI ne correspondent pas non plus à un type cellulaire décrit antérieurement ; ils sont essentiellement caractérisés par l'abondance de ribosomes associés en rosettes et par la rareté de grains élémentaires dans le cytoplasme.

De cette comparaison, il apparaît que l'étude infrastructurale oblige à revoir la classification des diverses cellules du cerveau des Nereidae basée, jusqu'alors, sur des données de microscopie optique. Pour cette raison, il nous a semblé indispensable d'avoir recours à une nouvelle nomenclature tout en essayant de relier nos résultats aux observations des autres auteurs, à celles de B. SCHARRER en particulier.

Conclusion

Nous ne considérons pas comme définitives les descriptions que nous donnons des différentes cellules. Pour être plus précise, cette distinction

réclame d'autres études morphologiques et cytochimiques des différents neurones du système nerveux central ; les résultats exposés dans les chapitres suivants permettront de mieux définir les cellules présentant, en microscopie optique, une forte affinité pour la fuchsine paraldéhyde.

L'étude infrastructurale comparée des péricaryones et des terminaisons axonales permet néanmoins d'envisager, dès à présent, trois grandes catégories de neurones dont l'évolution n'est pas toujours synchrone :

- cellules neurosécrétrices, selon la définition de KNOWLES et BERN (1966) : péricaryones et axones chargés de grains élémentaires généralement d'assez grande taille (diamètre supérieur à 1000 Å après inclusion en Epon), terminaisons axonales au niveau d'une aire neurohémale, d'un neuropile neurosécrétoire ou de cellules endocrines (cellules I_a et I_b, II, III (?)) ;

- neurones élaborant peut-être une substance de type neurotransmetteur selon la terminologie de GERSCHENFELD (1966) et de B. SCHARRER (1969) : les cellules sont chargées de grains élémentaires dont la taille est inférieure ou voisine de 1000 Å, après inclusion en Epon ; leur axone correspondant à la fibre "B" décrite par KNOWLES (1965 a et b) présente des terminaisons présynaptiques typiques (cellules V_a et peut-être V_b) ;

- neurones d'intérêt plus local ou de répartition restreinte dont la fonction sécrétoire n'a pu encore être démontrée ou est encore mal définie (cellules V (en partie) et cellules VI).

Nous avons mentionné que les cellules appartenant au type cellulaire IV ne sont probablement pas de nature nerveuse mais qu'elles entrent dans la constitution d'un organe sensoriel présumé photorécepteur. Ce dernier sera étudié dans le chapitre suivant (III).

CHAPITRE III

ORGANES PHOTO- ET CHIMIORECEPTEURS

Ce chapitre sera consacré essentiellement à l'étude du noyau 19.

Nous avons déjà précisé (Chapitre II) que celui-ci a une structure différente de celle des autres noyaux ganglionnaires et que des résultats antérieurs (DHAINAUT-COURTOIS, 1965) ont permis de poser l'hypothèse d'une intervention de ce noyau dans la réception des stimuli lumineux.

Une comparaison de l'infrastructure du noyau 19 avec celle des principaux ensembles sensoriels présumés chimiorécepteurs permettra d'envisager avec plus de certitude sa signification physiologique.

I - NOYAU GANGLIONNAIRE 19, ORGANE PRESUME PHOTORECEPTEUR (Pl. 26 à 34)

Il a été mentionné dans les chapitres I et II que les noyaux 19 sont situés symétriquement par rapport au plan sagittal dans la région postérodorsale du cerveau et qu'ils débordent largement dans l'épiderme sus-jacent, à l'approche de la maturité sexuelle. Ils sont en relation avec le nerf épidermique XVI localisé dans cette même zone et la cuticule qui recouvre l'ensemble est fortement amincie (Pl. 26, fig. a et b). Ils se caractérisent en microscopie photonique par la présence de cellules à structure ampullaire (cellules IV de notre nomenclature, cf. chapitre II). Ces dernières qui correspondent indubitablement aux cellules "d" décrites par B. SCHARRE (1936, 1937) et par SCHAEFER (1939) chez N. virens, N. pelagica et N. diversicolor, sont morphologiquement très différentes des neurones I, II, III et V (cf. chapitre II).

L'étude au microscope électronique a révélé que les cellules IV font partie d'un ensemble constitué par deux cellules (cf. Figure 8) et dont l'infrastructure rappelle celle des formations trouvées par EAKIN (1963, 1964) dans des organes photorécepteurs de Coelentérés, d'Echinodermes, de Chaetognathes, et de Prochordés. Par analogie morphologique, nous avons émis l'hypothèse (DHAINAUT-COURTOIS, 1965) que la cellule IV représente une cellule de soutien tandis que l'autre cellule d'allure neurosensorielle correspond à une cellule photoréceptrice. Nous envisagerons successivement la morphologie de la cellule sensorielle puis celle de la cellule IV.

A - CELLULE SENSORIELLE (Figure 8)

Celle-ci a pu être particulièrement bien étudiée dans l'épiderme des Heteronereis. Sa structure est très voisine de celle de la cellule photoréceptrice de l'oeil des Chaetognathes. Le péricaryone est plus ou moins ovoïde (Pl. 26, fig. a ; Pl. 27, fig. a). De la base, part vraisemblablement une fibre nerveuse en relation probable avec le nerf épidermique XVI (HOLMGREN, 1916). Dans le cytoplasme, l'ergastoplasme est surtout localisé à la base de la cellule où il adopte une allure concentrique ; les mitochondries, disséminées dans le corps cellulaire, sont plus nombreuses dans la région apicale, proche du cône d'émergence de la fibre sensorielle (Pl. 27, fig. a). Cette dernière comporte des neurotubules et des corps multivésiculaires. Sa partie proximale présente plusieurs corps de Golgi (Pl. 27, fig. a ; Pl. 28, fig. a) tandis que son extrémité renflée, très riche en mitochondries, pénètre dans une invagination de la cellule de soutien (Pl. 27, fig. a ; Pl. 30, fig. a). Des desmosomes septés existent au niveau de la surface de contact entre cellule sensorielle et cellule de soutien. Dans le bulbe terminal de la cellule présumée photoréceptrice, des corps basaux, représentés vraisemblablement par un seul centriole axial, donnent naissance à des organites à structure ciliaire, comportant neuf doublets périphériques (Pl. 29 ; Pl. 31, fig. b). Ces organites ont environ 3000 Å de diamètre et peuvent présenter à leur base quelques microvillosités assez courtes. Ils se divisent très rapidement en deux troncs qui se ramifient à leur tour. Ces organites fils sont assez polymorphes (Pl. 30 ; 31 ; 32). Souvent aplatis, ils présentent une disposition variable des doublets dont le nombre est de plus en plus restreint. Seuls, les derniers ont une structure bien définie. De section arrondie, d'un diamètre voisin de 1500 Å, ils possèdent un seul doublet axial (Pl. 32, fig. b). Il semble qu'un organite ciliaire à neuf doublets périphériques puisse, de cette manière, donner naissance à neuf organites fils à un doublet central. Les derniers organites ciliaires fils sont très longs. Quoique leur trajet soit légèrement sinueux, nous avons pu les suivre sur une longueur d'environ 10 µ. Dans l'épiderme, leur direction est primitivement perpendiculaire au tégument. Ces organites peuvent bourgeonner de courtes expansions latérales en forme de massue (Pl. 30) et leur terminaison est dépourvue de doublet axial. Ils contiennent des vésicules et des grains très denses aux électrons. Ces grains existent également dans la cellule d'allure photoréceptrice, surtout au niveau du bulbe terminal de la fibre sensorielle, et correspondent à des particules β de glycogène (selon les résultats obtenus avec la technique de THIERY, 1967).

Figure 8

Représentation schématique de l'ensemble de type photorécepteur :
cellule sensorielle (Cs), organites ciliaires (oc) et cellule de
soutien (C IV).

ax, axone (?) ;

cd, corps dense ;

cmv, corps multivésiculaire ;

er, ergastoplasme ;

fs, fibre sensorielle ;

G, appareil de Golgi ;

mi, mitochondrie ;

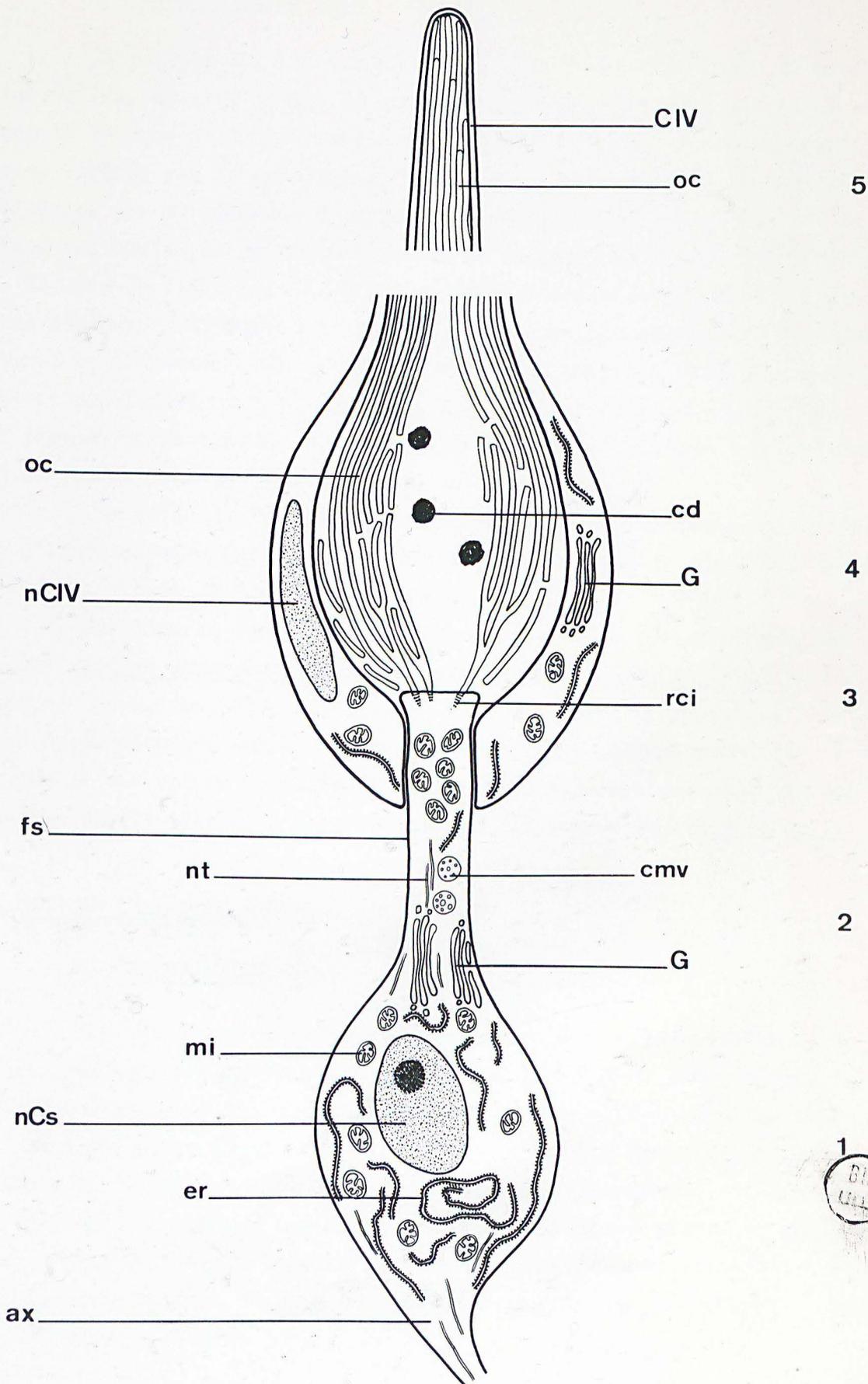
nCs, nC IV, noyaux de la cellule sensorielle et de la cellule IV ;

nt, neurotubule ;

oc, organite ciliaire ;

rci, racine ciliaire ;

1-5, niveaux de coupes ultrafines envisagées (cf. Pl. 26 à 32).



1
BIO
LELLE

B - CELLULE DE SOUTIEN (Figure 8)

La cellule IV, très allongée, coiffe la partie terminale du processus sensoriel (Pl. 29 ; 30 ; 31). Le noyau, rejeté latéralement, est situé au niveau de la zone de prolifération des organites ciliaires qu'entourent des travées formées par le cytoplasme. Celui-ci, essentiellement périphérique, se caractérise par sa richesse en ergastoplasme disposé parallèlement à la surface cellulaire et par la présence d'un appareil de Golgi bien développé (Pl. 28, fig. b ; Pl. 30, 31, 32) ; ce dernier est à l'origine des gouttelettes d'allure colloïdale visibles au microscope photonique et qui correspondent, en microscopie électronique, aux corps moyennement denses aux électrons et non limités par une membrane lors de leur plein développement (cf. légende de la fig. a sur la Pl. 32). La nature chimique de ces formations sera envisagée dans la seconde partie de ce travail.

Les cellules IV encore peu différenciées ressemblent aux cellules névrogliales ou même épidermiques situées au voisinage du nerf XVI, dans la région profonde de l'épiderme dorsal.

Des figures dont l'aspect rappelle celui de grands desmosomes ou même de "fasciae adhaerentes" et observées entre la cellule IV et un élément de nature névrogliale (Pl. 31, fig. a) plaident aussi en faveur de leur nature épidermique ou, éventuellement, névrogliale. Il est possible que les cellules IV entrent secondairement en relation avec les cellules neurosensorielles particulièrement nombreuses dans l'épiderme de l'Heteronereis.

II - ORGANES CHIMIORECEPTEURS

A - GENERALITES

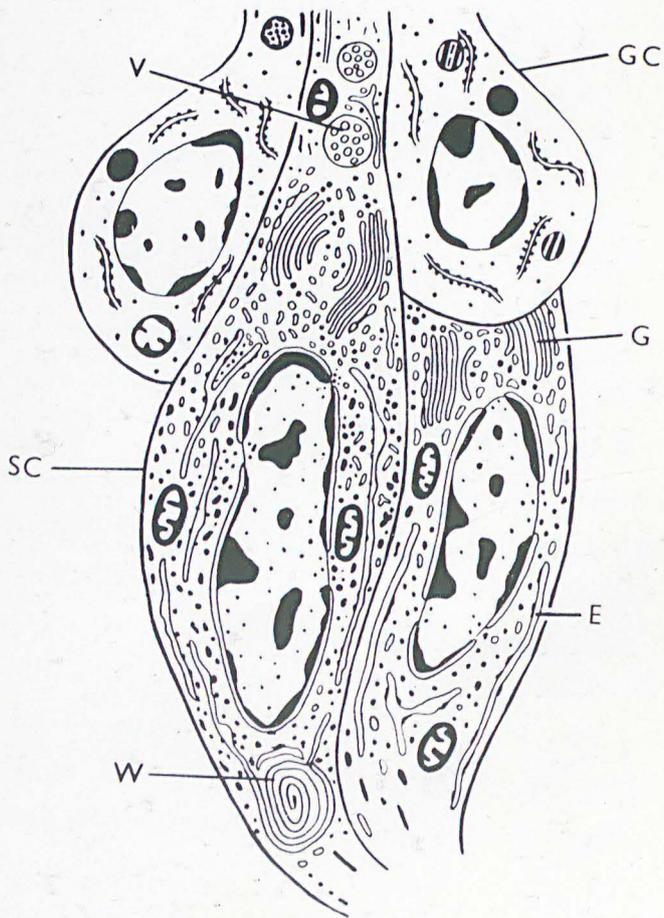
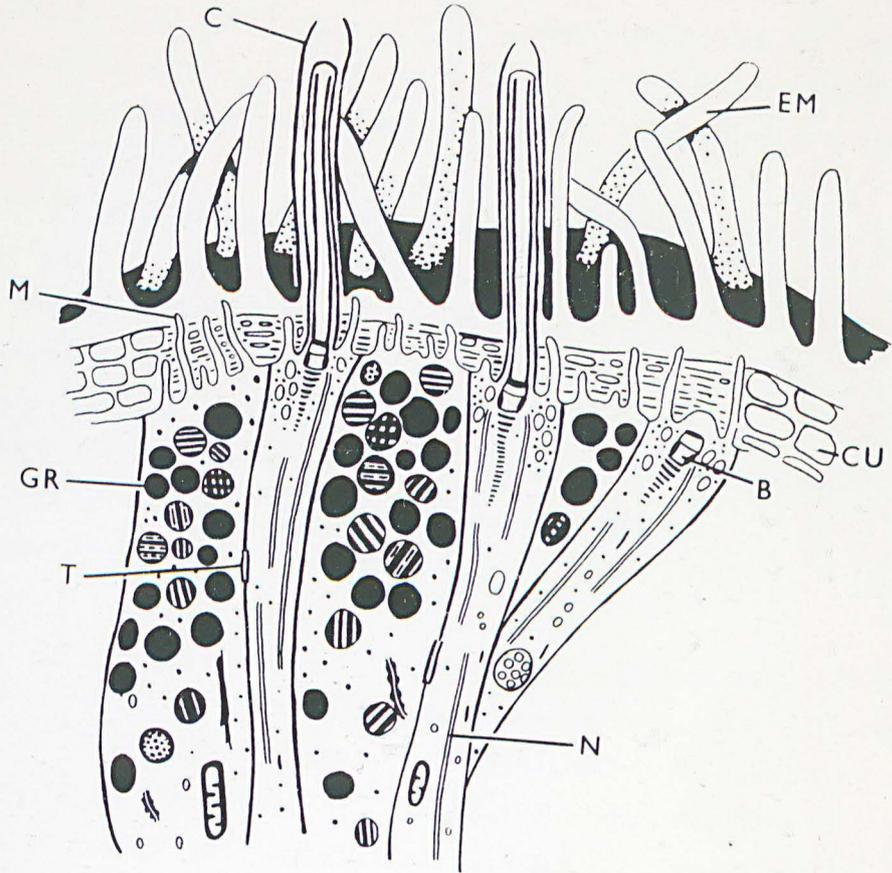
Les résultats de travaux effectués en microscopie électronique et relatifs aux ensembles sensoriels des palpes (DORSETT et HYDE, 1969), des cirres prostomiaux et parapodiaux (DORSETT et HYDE, 1969 et BOILLY-MARER, 1966 a et b) et de l'organe nuchal (STORCH et WELSCH, 1969) d'Annélides Polychètes, révèlent, à l'exception de quelques différences concomitantes de l'emplacement envisagé, une grande unité morphologique. Celle-ci peut être illustrée par un schéma de DORSETT et HYDE relatif aux ensembles sensoriels des cirres prostomiaux mais valable, dans ses grandes lignes, pour les autres organes chimiorécepteurs (Figure 9).

Figure 9

Diagramme d'un organe sensoriel de type chimiorécepteur de Nereis. Une partie des longs prolongements distaux a été omise.

B, corps basal et racine ; C, cil sensoriel ; CU, cuticule ; E, réticulum endoplasmique ; EM, microvillosités épicuticulaires ; G, corps de Golgi ; Gc, cellule à granules ; GR, granules ; M, microvillosités épithéliales ; N, neurotubules ; SC, cellule sensorielle ; T, "tight junction" ; V, corps multivésiculaire ; W, formation concentrique (d'après DORSETT et HYDE, 1969).





606
LILLE

Il semble bien établi que les différents ensembles présumés chimio-récepteurs comportent toujours au moins deux types cellulaires représentés par des cellules neurosensorielles et des cellules épidermiques associées.

1) Les cellules neurosensorielles sont bipolaires. Le péricaryone peut présenter, vers la région basale, des enroulements ergastoplasmiques tandis que le prolongement sensoriel comporte :

- a) dans sa partie proximale, appareils de Golgi et corps multivésiculaires,
- b) dans toute sa longueur, un grand nombre de neurotubules et de vésicules mais relativement peu de mitochondries, excepté chez l'Heteronereis.
- c) à sa partie apicale, des microvilli et des cils qui traversent la cuticule et possèdent neuf doublets périphériques et un doublet axial de tubules.

2) Les cellules épidermiques associées aux cellules sensorielles ont une morphologie relativement voisine de celle des cellules épidermiques banales. Leur différenciation se révèle surtout, semble-t-il, par une grande activité de l'appareil de Golgi qui entraîne la formation de vacuoles dont l'abondance est corrélative de l'âge de l'animal (BOILLY-MARER, 1966 a et b).

B - OBSERVATIONS

1) Ensembles sensoriels des cirres prostomiaux et des palpes

a - Cellules neurosensorielles

Une coupe horizontale de cirre tentaculaire traitée selon la technique d'imprégnation à l'argent (HOLMES, 1947) permet de localiser quelques organes sensoriels (Pl. 35, fig. a). A un plus fort grossissement (Pl. 35, fig. e), il est possible d'observer, au-dessus de l'épiderme et pénétrant dans la cuticule, des prolongements sensoriels surmontés par des cils. Cette image est à rapprocher de celles obtenues en microscopie électronique (Pl. 35, fig. b ; Pl. 36, fig. a et b) sur lesquelles on distingue des cellules sensorielles (Pl. 36, fig. a) possédant la plupart des caractéristiques décrites dans les généralités (cf. A) et dont les prolongements s'engagent dans la cuticule (Pl. 36, fig. a et b).

Chez de jeunes vers n'ayant que douze métamères, les organes sensoriels des palpes et des cirres ont une structure déjà comparable à celle

d'organes de Nereis plus âgées ; la coupe longitudinale d'un palpe observée en microscopie électronique (Pl. 73) montre d'ailleurs que le système nerveux périphérique est bien représenté à ce stade. L'apex de prolongements sensoriels porteurs de cils et de microvillosités est visible sur la planche 35 (fig. b). On remarquera que l'épicuticule, déjà développée entoure au moins la partie basale des cils. La cuticule, encore très mince, ne possède que quelques fibres entrecroisées de collagène β (RUDALL, 1955) (Pl. 33). D'autres observations ont révélé que cette dernière s'épaissit rapidement et qu'elle présente, chez une N. pelagica ayant une trentaine de segments, les mailles quadrangulaires décrites chez diverses Nereidae (EAKIN et WESTFALL, 1964 ; BROKELMANN et FISCHER, 1966 ; BOILLY-MARER, 1966b ; BOILLY, 1967, 1968) dans lesquelles cheminent un à deux cils et quelques microvillosités.

b - Cellules épidermiques associées

Les microphotographies de ces cellules et d'une cellule épidermique banale ont été rassemblées sur une même planche (Pl. 36, fig. b et c). Comme il a déjà été mentionné antérieurement, l'activité de l'appareil de Golgi et, d'une façon générale, la richesse du cytoplasme en organites, sont beaucoup plus importantes dans les cellules associées. Les cellules épidermiques banales contiennent, par contre, plus de faisceaux de fibres qui se poursuivent dans l'axe des microvillosités. Il est possible qu'il s'agisse de tonofilaments qui réaliseraient par conséquent un exemple de cytosquelette. Certaines figures plaident néanmoins en faveur de la structure creuse de ces éléments dont la signification physiologique pourrait être différente.

2) Organe nucal (Pl. 35, 37, 38, 39, 40)

a - Cellules neurosensorielles

Des figures obtenues en microscopie optique (Pl. 35, fig. c et d) révèlent l'abondance des cellules neurosensorielles au niveau de l'organe nucal. Celles-ci, particulièrement allongées, sont en relation, par l'intermédiaire du nerf XV, avec le noyau ganglionnaire 18 situé dans le cerveau (cf. chapitres I et II).

Seule, la région superficielle de l'organe nucal a retenu notre attention lors de l'observation au microscope électronique. A ce niveau, les prolongements sensoriels sont serrés les uns contre les autres et souvent unis par l'intermédiaire de desmosomes septés (Pl. 38). Ils renferment

des racines ciliaires et des grains banaux (Pl. 37, 39) qui sont à l'origine de cils ; ceux-ci traversent la cuticule (Pl. 37) et contribuent finalement à la formation d'une touffe ciliaire (Pl. 39, fig. b) à la surface de l'animal.

Comme nous l'avons déjà décrit pour les organes sensoriels de cirres prostomiaux de jeunes Nereis (cf. 1), la base des cils est enveloppée par l'épicuticule (Pl. 37, fig. b). Dès que celle-ci disparaît, l'organite ciliaire a la structure caractéristique du cil mobile contenant des tubules longitudinaux répartis en neuf doublets périphériques et un doublet axial (Pl. 39, fig. b). Celui-ci présente toutefois chez le jeune ver un grand polymorphisme visible sur la planche 40.

Les microvésicules contenues dans les prolongements sensoriels peuvent présenter une relation avec la membrane plasmique de ces derniers (Pl. 37, fig. b) ; il est impossible actuellement de conclure si les images observées témoignent de phénomènes de pinocytose ou, au contraire, de rejet ; celles-ci plaident néanmoins en faveur d'échanges importants effectués à ce niveau.

L'apex des processus sensoriels donne également naissance à de longues microvillosités ; quelques-unes parviennent sans doute à la surface de la Nereis (Pl. 39, fig. b) mais la majorité semblent occuper une position sous-cuticulaire (Pl. 37 et 38). Ces microvillosités sont réparties parmi des figures d'aspect myélinique qui sont à l'origine de la formation de "vides" apparents que nous avons appelés "espaces-intermicrovilli". L'origine de ces structures est inconnue. Celles-ci se constituent peut-être à partir d'un matériel émis par les processus sensoriels dans les espaces intercellulaires. Nous venons en effet de montrer que des échanges s'effectuent à ce niveau et nous avons remarqué ailleurs (au niveau des cellules infracérébrales en particulier) l'existence possible, dans les espaces intercellulaires, de quelques globules apparemment vides.

Il est possible, également, qu'il s'agisse d'une forme de dégénérescence des microvillosités portées par l'apex des prolongements sensoriels. Des formations analogues qui n'atteignent néanmoins jamais un tel développement ont déjà été décrites (BOILLY, 1968) en dessous et même dans la cuticule de N. diversicolor ; dans ce dernier cas, la formation se trouve au centre des mailles cuticulaires occupé habituellement par une microvillosité. Ces observations ne sont donc pas contraires à l'hypothèse que les figures myéliniques se formeraient à partir des microvilli. Les "espaces-inter-microvilli" peuvent aussi ne représenter qu'un artefact de fixation, ils

n'ont, en effet, pas été décrits dans l'organe nugal d'Eurythoë complanata (STORCH et WELSCH, 1969). Il convient toutefois de noter que ces "vides" ont été observés à la fois en microscopie électronique et optique (Pl. 35 et 38) après utilisation, par conséquent, d'agents fixateurs différents ; d'autre part, les microvillosités portées par les prolongements sensoriels ne semblent pas se répartir d'une façon analogue chez Eurythoë et chez Nereis. On est donc en droit de se demander si la perception des stimuli est réalisée d'une manière tout-à-fait identique chez ces deux espèces et si l'ensemble sous-cuticulaire (microvilli et "espaces-intermicrovilli") ne représente pas une différenciation fonctionnelle inhérente, peut-être, aux Nereïdae

b - Cellules épidermiques associées

Celles-ci ont une morphologie voisine de celles des cellules épidermiques banales (comparer la fig. c de la Pl. 36 et la fig. a de la Pl. 39). On remarquera néanmoins (Pl. 39), en plus d'échanges importants au niveau de la membrane apicale, la présence de microtubules qui semblent parfois en relation étroite avec les faisceaux de fibres (tonofilaments ?) de nature encore inconnue.

III - DISCUSSION

Le noyau ganglionnaire 19 est situé dans la région postérodorsale du cerveau (chapitres I et II). Les cellules qui le caractérisent sont plus ou moins dispersées parmi des cellules neurosécrétrices II et I en particulier et ne peuvent donc être supprimées électivement, par électrocoagulation par exemple. L'hypothèse que ce noyau possède une fonction sensorielle est donc, à l'heure actuelle, uniquement basée sur des critères morphologiques. Il apparaît que la comparaison de l'infrastructure de cet ensemble et de celle des principales formations sensorielles présentes chez les Nereis et chez d'autres Invertébrés doit permettre une meilleure interprétation de celui-ci. C'est pourquoi le noyau 19 sera tout d'abord comparé à des ensembles présumés chimiorécepteurs puis aux organes visuels avec lesquels, nous le verrons, il offre beaucoup plus d'analogies morphologiques. Après avoir considéré le problème phylogénétique posé par la présence éventuelle chez les Nereis d'un organe photorécepteur de type ciliaire, nous envisagerons la signification physiologique de ce dernier.

A - NOYAU 19 ET AUTRES ORGANES SENSORIELS

1) Noyau 19 et ensembles présumés chimiorécepteurs

Les observations relatives aux ensembles sensoriels situés à la surface des palpes et des cirres tentaculaires (Pl. 35 et 36), d'une part, et de l'organe nuchal (Pl. 35 et 37 à 40), d'autre part, permet de constater des différences fondamentales existant entre la structure de ces formations présumées chimioréceptrices et celle des cellules neurosensorielles du noyau ganglionnaire 19 (Pl. 26 à 32). Situées dans l'épiderme et réparties en flots de quelques cellules (palpes et cirres) ou rassemblées pour former des organes de taille plus importante et de structure néanmoins homogène (organes nucaux), ces cellules réceptrices présentent toutes, du côté apical, un prolongement sensoriel se terminant au niveau de la cuticule. Ce processus est muni à son extrémité d'organites ciliaires comportant des doublets de tubules dont la disposition au-dessus du cinétosome est conforme au modèle propre aux cils mobiles (BARNES, 1961), neuf périphériques et un axial. La partie moyenne des cils chemine à travers la cuticule tandis que leur terminaison est libre à la surface de l'animal (cf, en particulier, Pl. 37 à 40).

Les cellules sensorielles qui caractérisent le noyau ganglionnaire 19 sont parfois disséminées parmi les cellules épidermiques (chez l'Heteronereis, en particulier) mais surtout dans le cerveau, au milieu d'autres cellules nerveuses appartenant à différents types. Elles présentent, comme les cellules chimioréceptrices, un prolongement dont la partie distale est munie d'organites ciliaires. Ces derniers, à l'inverse de ceux précédemment décrits, ont toujours une position interne, ne possèdent que les neuf doublets périphériques de tubules et se ramifient en donnant naissance à des paquets d'organites fils très longs, pourvus d'un unique doublet axial (cf., en particulier, Pl. 30 et 32).

2) Noyau 19 et organes visuels

Lors d'une observation à un faible grossissement du microscope électronique, le dernier caractère qui vient d'être rappelé confère à l'ensemble un aspect voisin de celui signalé, par exemple, au niveau de l'oeil de Nereis vexillosa (EAKIN et WESTFALL, 1964), de Platynereis dumerilii (FISCHER et BROKELMANN, 1966), de celui de Coelentérés, d'Echinodermes, de Chaetognades ou d'Onychophores (EAKIN, 1968).

Il convient toutefois de noter que dans les exemples cités, la cavité optique est occupée par des microvillosités n'ayant souvent que peu de rapport avec les quelques cils rudimentaires ou les cinétosomes présents à la partie distale du processus sensoriel. Dans le cas des cellules du noyau ganglionnaire 19, il s'agit au contraire d'organites dérivant directement d'un cinétosome et donc bien différents également des stéréocils qui, eux aussi, possèdent la propriété de se ramifier. Une telle "division" ciliaire a très rarement été observée dans tout le règne animal. A notre connaissance l'un des seuls exemples d'un flagelle de structure analogue est celui du spermatozoïde de certains Insectes (PHILLIPS, 1969).

B - VALEUR PHYLOGENETIQUE DE L'INFRASTRUCTURE DU NOYAU 19

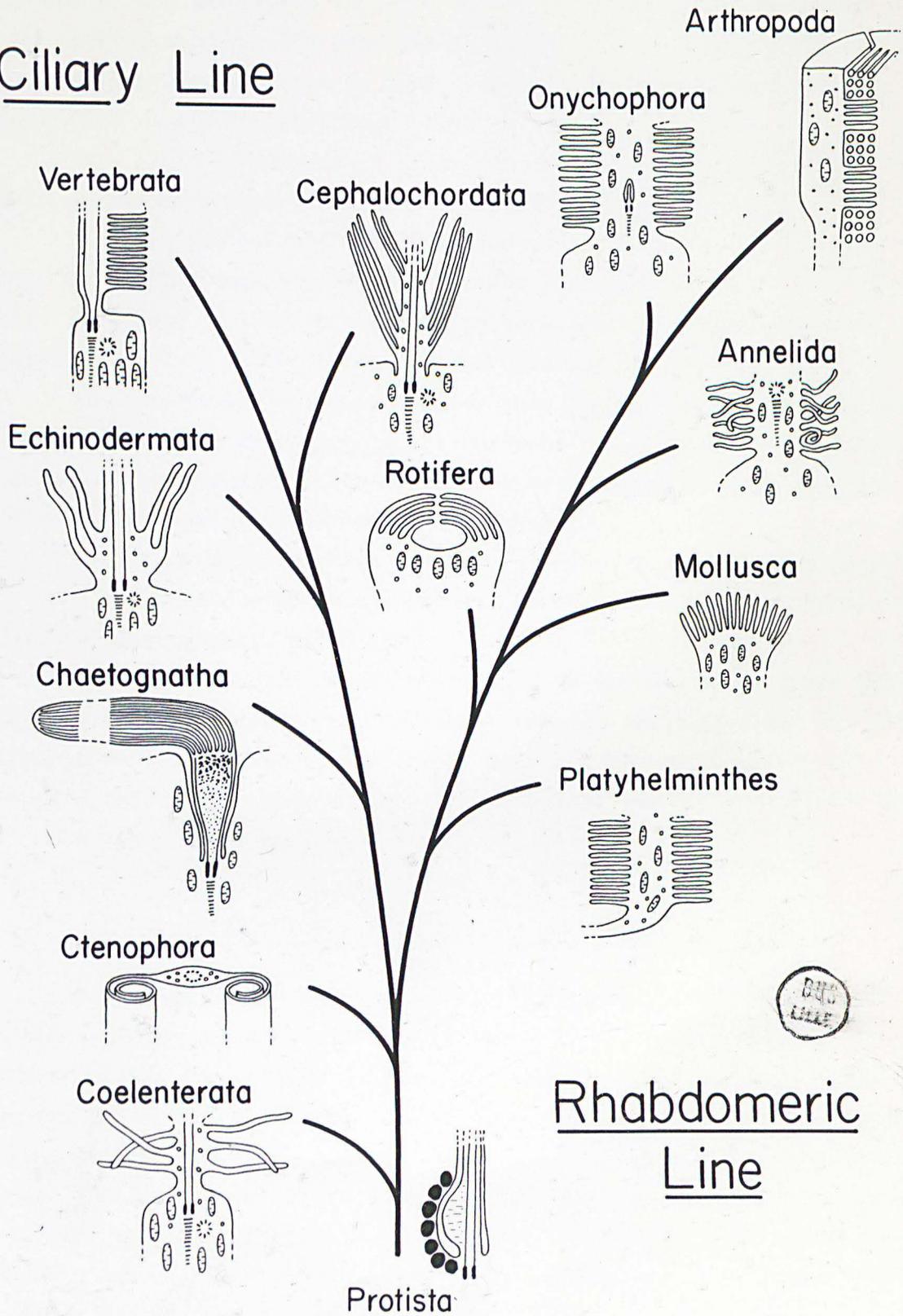
L'étude comparée de nombreux appareils photorécepteurs a permis à EAKIN (1963, 1965, 1968) de distinguer deux types d'ensembles photosensibles (rhabdomérique et ciliaire) formés respectivement par des microvilli ou par des organites ciliaires. Selon cet auteur, ces variations morphologiques pourraient avoir une valeur phylogénétique. Chez les Métazoaires, il y aurait deux lignées dont l'une serait représentée par les Coelentérés, Cténophores, Chaetognathes, Echinodermes, Céphalocordés et Vertébrés (type ciliaire) tandis que l'autre grouperait Plathelminthes, Rotifères, Mollusques, Annélides, Onychophores et Arthropodes (type rhabdomérique) (Figure 10). Comme l'ont montré les travaux de EAKIN et WESTFALL (1964) et de FISCHER et BROKELMANN (1966) en particulier, l'oeil des Nereis comporte un grand nombre de microvilli (Pl. 33 et 34) qui prennent naissance au-dessous d'un cinétosome. L'ensemble de ce segment externe correspond, selon EAKIN, à un type rhabdomérique indiscutable. Cet auteur a recherché, en vain, une explication à la présence d'un centriole dans l'examen d'un oeil larvaire. Dans ce dernier, les cils rudimentaires sont plus nombreux mais n'ont pas davantage de rapport avec les microvilli. L'existence, chez les Nereis, d'un organe présumé photorécepteur de type ciliaire est donc inopinée.

Comme dans les autres embranchements, des exceptions à la théorie de EAKIN ont toutefois été observées chez les Annélides et chez les Polychètes en particulier. L'organite sensoriel des ocelles tentaculaires de Branchiomma vesiculosum (KRASNE et LAWRENCE, 1966) est de nature ciliaire indubitable. Bien plus, les deux types, rhabdomérique et ciliaire, peuvent exister chez le même animal. C'est ainsi que chez Dasychone bombyx (KERNEIS, 1968), les

Figure 10

Représentation schématique d'organites photorécepteurs caractéristiques de groupes d'animaux situés le long des lignes d'évolution ciliaire et rhabdomérique (d'après EAKIN, 1968).

Ciliary Line



Rhabdomeric Line

ocelles prostomiaux sont de type rhabdomérique tandis que les ocelles tentaculaires possèdent des organites ciliaires. Il n'est donc pas impossible de penser que l'oeil des Nereis comporte des rhabdomères, selon la terminologie même de EAKIN tandis que l'organe présumé photorécepteur (noyau 19) est formé par des organites appartenant au type ciliaire. HERMANS (1969), élève de EAKIN, a émis plusieurs hypothèses relatives à nos résultats :

a - les photorécepteurs ciliaires se sont différenciés à partir d'autres cellules nerveuses dans le cerveau des Nereis,

b - les photorécepteurs ciliaires et non ciliaires ont existé dans les prostomiums des Annélides Polychètes dès l'origine du groupe,

c - chez les Polychètes, les photorécepteurs ciliaires et non ciliaires peuvent se différencier à partir les uns des autres,

d - ces photorécepteurs décrits chez Nereis, comme probablement les ocelles tentaculaires de Dasychone, ne seraient pas phylogénétiquement primitifs mais correspondraient à des structures secondaires se différenciant tardivement en déclenchant la maturation sexuelle.

Sans pouvoir prendre partie pour l'une ou l'autre de ces hypothèses nous rappellerons simplement nos observations relatives au développement des cellules du noyau ganglionnaire 19 :

celles-ci sont déjà nombreuses dans le cerveau d'une jeune Nereis de quatorze métamères. Il paraît également très vraisemblable que des cellules réceptrices se différencient tardivement dans l'épiderme, à l'approche de la maturité sexuelle en particulier. L'hypothèse d'une différenciation secondaire ne peut donc être exclue.

C - SIGNIFICATION PHYSIOLOGIQUE DU NOYAU 19

Des coupes sériées (transversales et horizontales) du noyau 19 ne nous ont pas permis d'observer de contacts synaptiques entre les cellules neurosensorielles et d'autres neurones du cerveau ; il est possible que ces relais se fassent dans le neuropile où l'abondance des terminaisons axonales d'origine diverse ne permet plus de les déceler. L'observation de synapses est, pour certains auteurs (cf., par exemple, COLIN et MEINIEL, 1968), le seul critère valable pour conclure sur l'état fonctionnel d'un organe sensoriel. Nos observations apportent néanmoins des arguments en faveur d'un rôle effectif joué par le noyau 19.

1) Le cycle évolutif des cellules photosensorielles a été rappelé au paragraphe précédent; il semble exclure l'hypothèse de l'état rudimentaire et vestigial de l'organe présumé photorécepteur.

2) D'autres caractères morphologiques plaident également en faveur du rôle actif, de nature photoréceptrice probable, des cellules neurosensorielles du noyau 19. Comme pour la plupart des cellules photosensibles, leur richesse en ergastoplasme, en corps de Golgi et dépôts de glycogène, suggère une grande activité dans la synthèse, par exemple, de photopigments, de neurotransmetteurs et de protéines de structure. L'abondance des mitochondries dans la partie distale de leur prolongement sensoriel est très analogue à celle qui caractérise la majorité des processus photorécepteurs et atteste d'importants transferts d'énergie à ce niveau.

3) L'absence vraisemblable de pigment du type mélanine dans les cellules dites "de soutien" pourrait laisser présager du non-fonctionnement de l'organe. La même remarque a cependant été faite pour d'autres ensembles présumés photorécepteurs.

HERMANS (1969) a observé dans le prostomium d'une Annélide Polychète, Armandia brevis, en plus des ocelles prostomiaux, des ensembles de cellules sensorielles présumées photoréceptrices. Ces dernières donnent naissance à des processus munis de microvilli qui permettent à l'auteur de les considérer comme étant des rhabdomères comparables aux cellules réceptrices des ocelles. A l'inverse de ces cellules visuelles, les cellules non-ocellaires ne sont toutefois pas situées dans une formation pigmentaire cupuliforme mais sont enveloppées par des cellules gliales qui les séparent les unes des autres.

D'autres exemples pourraient être cités. Nous ne rappellerons que ceux des organes probablement photorécepteurs situés dans l'épiderme ou dans le ganglion cérébral de Lumbricus terrestris (ROHLICH, AROS, VIRÁGH, 1970) et de la glande pinéale présumée photosensible de certains Anamniotes (cf, par exemple, LUTZ et COLLIN, 1967 ; VIVIEN et ROELS, 1967) où deux types de cellules, pinéalocytes photorécepteurs et cellules épendymaires dites "de soutien" et non pigmentaires tapissent l'intérieur des follicules épiphysaires.

4) La répartition autour d'une cavité des cellules sensibles à la lumière et des cellules de soutien semble être une règle assez générale, qu'il s'agisse comme nous venons de le dire de follicules épiphysaires ou de cavités optiques. Dans le cas du noyau 19 de Nereis, le processus sensoriel et les organites ciliaires pénètrent à l'intérieur même de la cellule dite "de soutien" (cellule IV), dans de larges vacuoles intracellulaires

(cf. explication de leur formation, Pl. 32, fig. a). Deux cas un peu analogues ont été décrits au niveau de l'oeil de la Sangsue, Helobdella stagnalis (CIARK, 1967), et des organes présumés photorécepteurs de Lumbricus terrestris (ROHLICH et al., 1970) où de nombreuses microvillosités se projettent dans une cavité intracellulaire ("phaosome") dont l'origine est toutefois mal définie. Le rôle de soutien de la cellule IV des Nereis, proposé antérieurement (DHAINAUT-COURTOIS, 1965), apparaît donc vraisemblable ; les travées cytoplasmiques qui persistent entre les vacuoles enserrant les paquets d'organites ciliaires. Chaque ensemble formé par la cellule IV et le prolongement sensoriel représenterait donc un point visuel remarquable par son individualité.

La signification du matériel élaboré par l'appareil de Golgi des cellules IV et qui, déversé ensuite dans les vacuoles, voisine avec les organites ciliaires (cf. explication Pl. 32, fig. a) reste cependant à définir. Ce matériel est déjà présent chez de très jeunes Nereis ayant quatorze métamères mais il s'accumule dans la cellule IV au fur et à mesure de son élaboration ; il est particulièrement abondant chez l'Heteronereis, y compris chez les individus ayant émis leurs produits génitaux. Il paraît donc très peu probable que la substance soit sécrétée (sensu stricto) à quelque moment de la vie de l'animal. D'autres observations semblent également plaider en faveur de cette hypothèse :

- aucune cellule IV n'atteint la surface de l'épiderme où pourrait s'effectuer la décharge du matériel,
- les cellules IV sont dépourvues de prolongement de type axonal,
- un matériel de même aspect n'a jamais été observé à l'extérieur de la cellule ; de plus, aucun vaisseau sanguin ne chemine dans le noyau 19.

Une élimination à travers la membrane plasmique est donc très problématique. Un rapprochement avec des figures observées par EAKIN et BRANDENBURGER (1967) dans l'oeil d'Helix pomatia, permet de penser qu'il s'agit, peut-être, d'une sorte d'humeur vitrée. Celle-ci, chez Helix, tire aussi son origine, au moins en partie, des cellules de soutien et contribue à la formation d'un cristallin. Les vésicules golgiennes atteignent la membrane cellulaire, déversent leur contenu dans la cavité de l'organe. La sécrétion s'agglomère ensuite en formant de petits corps qui se fusionnent pour donner naissance à un cristallin non limité par une membrane. Chez les Nereis que nous avons étudiées, la fusion est généralement incomplète à l'exception toutefois de P. cultrifera chez laquelle il n'existe qu'une gouttelette unique par cellule IV. Ce matériel pourrait donc avoir un rôle dans la concentration des rayons lumineux.

Il convient toutefois d'insister sur l'origine différente de la formation qui, dans l'oeil des Nereis, fait office de cristallin (FULLMASSE, selon HESSE, 1899) ; celle-ci est constituée par les prolongements apicaux des cellules associées aux cellules neurosensorielles (Pl. 34).

5) Un autre argument en faveur d'une activité effective du noyau 19 est l'amincissement cuticulaire que nous avons pu constater au-dessus de ce dernier (Pl. 26). Des exemples analogues ont été cités par E. SCHARRER (1964) dans son article intitulé "photo-neuro-endocrine systems : general concepts". C'est en-dessous de telles fenêtres par où pénètre la lumière que sont situés les ensembles récepteurs au niveau desquels les stimuli photiques sont transformés en message chimique par les cellules neurosécrétrices. Il convient à ce sujet de rappeler que l'ensemble des cellules neurosécrétrices du cerveau de Nereis se situe au voisinage immédiat du noyau 19.

Nous venons d'envisager certains critères morphologiques qui permettent de postuler que le noyau 19 a vraisemblablement un rôle actif dans la réception des stimuli lumineux. EAKIN, lui-même (communication personnelle), ne semble pas douter de cette interprétation. Le mécanisme d'action de l'organe dans les phénomènes vitaux chez les Nereis reste à préciser.

La présence et le rôle d'organes photorécepteurs autres que les yeux ont déjà été démontrés d'une manière définitive chez certains Invertébrés. Chez Leptinotarsa decemlineata, le photopériodisme demeure un facteur contrôlant la diapause de l'adulte après aveuglement (DE WILDE et al., 1959). La lumière pénètre dans la puppe d'Antherea pernyi (WILLIAMS, 1963) par une aire située au-dessus du cerveau où la cuticule est transparente et, par une action directe, détermine la durée de la diapause de cette puppe.

Les observations effectuées au microscope électronique révèlent de plus en plus l'existence d'organes présumés photorécepteurs. Pour les Annélides, nous avons déjà cité le cas de Lumbricus terrestris et d'Armandia brevis. MANARANCHE (1968) a également décrit, dans la partie postérodorsale du ganglion cérébroïde de Glycera convoluta, la présence constante de deux formations symétriques où les cellules sont de type photorécepteur. Cet auteur émet l'idée que ces dispositifs pourraient avoir une signification fonctionnelle chez une espèce par ailleurs dépourvue d'yeux mais dont la photosensibilité, au moins au moment de la reproduction, est évidente. Bien

plus, les travaux expérimentaux de HAUENSCHILD (1955, 1961) réalisés chez les Nereidae et dont les principaux résultats seront rappelés lors de l'étude du rôle physiologique des différentes catégories cellulaires (Discussion générale) ont montré que, même en l'absence des yeux, le photopériodisme joue un rôle dans les phénomènes de sexualisation. L'intervention du noyau 19 dans la réception des stimuli lumineux apparaît donc vraisemblable.

IV - CONCLUSION

L'étude au microscope électronique du noyau 19 et des principaux ensembles sensoriels des Nereis a permis de préciser leur infrastructure.

Un premier examen du noyau 19 (DHAINAUT-COURTOIS, 1965) avait laissé présager de l'intervention de celui-ci dans la réception des stimuli photiques.

Les divergences morphologiques avec les organes présumés chimio-récepteurs et les nouveaux rapprochements possibles avec des travaux récents de EAKIN et de ses élèves, relatifs aux organes visuels, renforcent encore cette hypothèse.

Un certain nombre de critères morphologiques apportent par ailleurs des arguments en faveur du fonctionnement effectif de l'organe qui ne semble donc pas devoir être considéré comme rudimentaire et vestigial. Le rôle de ce dernier dans les phénomènes de sexualisation (que les résultats expérimentaux de HAUENSCHILD (1955, 1961) peut laisser envisager avec quelque certitude) sera discuté à la fin de ce mémoire.

CHAPITRE IV

LE COMPLEXE CEREBROVASCULAIRE

I - HISTORIQUE

A - VASCULARISATION DU CERVEAU

Les premières études de la vascularisation de la région céphalique des Nereis sont déjà relativement anciennes. RATHKE (1837), MILNE- EDWARDS (1838), KEFERSTEIN (1862), EHLERS (1868), SCHRODER (1886), PRENANT (1927) ont contribué à montrer que le vaisseau dorsal se prolonge en ligne droite jusqu'au prostomium tandis que le vaisseau ventral se termine dès le troisième ou le quatrième sétigère par un double système de réseaux admirables ; ces derniers s'étalent au niveau de la trompe et relient le vaisseau ventral au vaisseau dorsal au niveau de son extrémité prostomiale.

Ce sont les travaux de BOBIN (1951) réalisés chez P. cultrifera qui ont permis de préciser la disposition du système circulatoire antérieur chez les Nereidae (figure 11).

- "Au niveau du premier segment, le vaisseau dorsal se bifurque, donne naissance à deux vaisseaux transverses puis s'étale sous la partie médioventrale du cerveau et constitue une nappe sanguine ou réseau infracérébral, de forme constante. Celui-ci comporte essentiellement un vaisseau médian, deux crosses sanguines antérieures qui ramènent le sang à des vaisseaux efférents qui se divisent en plusieurs branches :

- la branche dorsolatérale rejoint le réseau admirable antérieur,
- la branche péristomiale donne, en se bifurquant, un réseau grossier de capillaires (le réseau péristomial) uni au réseau admirable postérieur, soit, généralement, par ses deux crosses, soit par l'intermédiaire de l'anastomose transverse qui est reliée à l'anse supéro-externe. Les réseaux admirables antérieurs et postérieurs sont en liaison avec le vaisseau ventral".

RICHARD (1964), après avoir étudié un certain nombre de Nereidae, conclut que "l'observation des différents systèmes vasculaires permet de constater une homologie de disposition entre toutes les espèces du genre

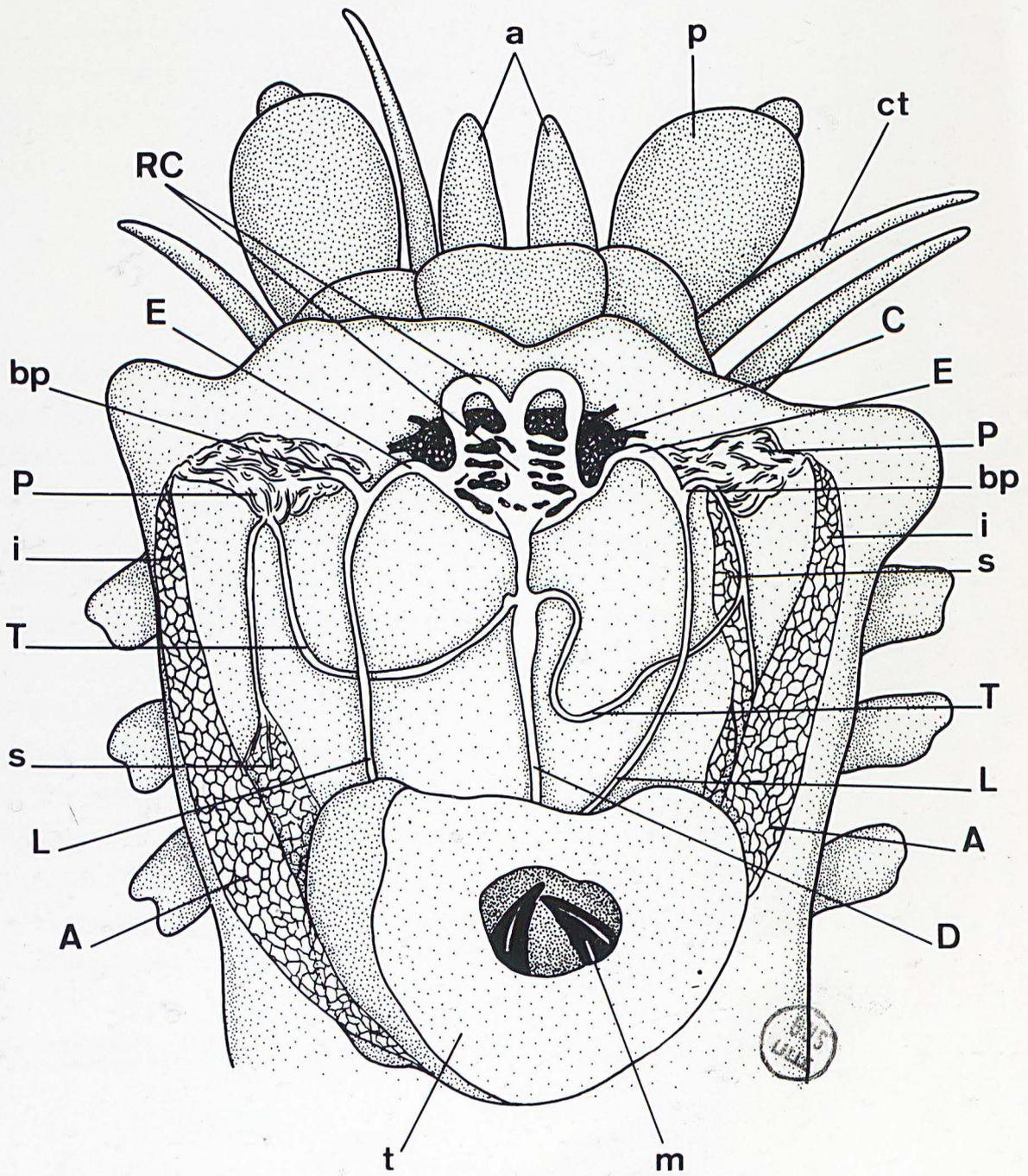
Figure 11

Dissection du système circulatoire céphalique de Perinereis cultrifera (Grube), réalisée par la face ventrale. (réaction à la benzidine acétifiée - eau oxygénée).

d'après Bobin (1951)

- a, antennes ;
- A, réseaux admirables postérieurs ;
- bp, branche pénétrant dans le réseau péristomial ;
- C, cerveau ;
- ct, cirres tentaculaires ;
- D, vaisseau dorsal ;
- E, vaisseau efférent du réseau infracérébral ;
- i, corne inféro-externe du réseau admirable postérieur ;
- L, vaisseau dorso-latéral ;
- m, mâchoires ;
- P, réseaux péristomiaux ;
- p, palpes ;
- RC, réseau infracérébral ;
- s, corne supéro-externe du réseau admirable postérieur ;
- T, anastomoses transversales ;
- t, trompe.





Nereis (N. diversicolor, N. fucata, N. longissima et N. pelagica). La différence essentielle avec les espèces de Perinereis provient de la présence de vaisseaux transverses chez ces dernières". D'autres constatations réalisées par cet auteur méritent également d'être mentionnées :

- les distinctions physiologiques entre espèces avec ou sans épitoque et entre les états atoque et épitoque ne correspondraient à aucune variation dans l'anatomie du système vasculaire antérieur (l'âge et l'état de l'animal ne modifieraient donc pas la vascularisation céphalique) ;

- la nappe sanguine infracérébrale est constamment présente.

B - COMPLEXE CEREBROVASCULAIRE

La découverte (BOBIN et DURCHON, 1952), chez P. cultrifera, d'une zone appelée "complexe cérébro-vasculaire" et caractérisée par des relations plus étroites entre le tissu nerveux et le vaisseau sanguin sous-jacent s'est avérée d'une importance capitale dans l'étude des phénomènes neurosécrétoires. Nous ne rappellerons pas une description bien connue et désormais classique, faite à partir d'observations réalisées en microscopie photonique et valable pour les autres Nereidae. L'hypothèse relative à la présence, au niveau du complexe, d'axones chargés d'un matériel en relation probable avec le facteur inhibiteur de la sexualisation méritait d'être vérifiée à l'aide des techniques actuellement disponibles. N. pelagica et, accessoirement, N. diversicolor, sont les deux espèces qui, jusqu'à présent, ont été examinées au microscope électronique. Nous envisagerons successivement la position exacte et la description du complexe cérébrovasculaire chez N. pelagica ; l'origine des cellules infracérébrales en relation avec la structure de la paroi du réseau vasculaire, de même que le cycle évolutif de ces mêmes cellules, seront considérés.

II - OBSERVATIONS

A - MICROSCOPIE OPTIQUE (Figure 12 et Pl. 41 et 42)

Malgré les variations de détail existant chez des N. pelagica d'âge différent, l'étude comparative de coupes transversales, sagittales ou parasagittales et horizontales, permet de localiser les divers éléments du complexe cérébrovasculaire.

1) Le cône intracérébral est limité antérieurement (Figure 12) et postérieurement par deux invaginations médianes de la capsule ("les tubes coelomiques") (DEFRETIN, 1955 ; RICHARD, 1964), dorsalement par la région du neuropile située sous la commissure optique (Pl. 42) et au niveau de laquelle s'accumule une partie de la sécrétion issue des cellules sécrétrices disséminées dans le cerveau, celles du noyau 20 en particulier (cf. chapitres I, II ; Figure 6 ; Pl. 12, fig. a et b ; DHAINAUT-COURTOIS, 1964).

Comme il a été mentionné dans le chapitre II (cf. III A), certaines figures observées sur des coupes transversales (Pl. 42) laissent supposer que des fibres issues des noyaux ganglionnaires médio et latérodorsaux (10 et 11, par exemple) atteignent la région ventrale du cerveau ; dirigées perpendiculairement à la capsule basale, elles occupent une position centrale dans les régions antérieure et postérieure (Figure 12, A et C) ; dans la zone intermédiaire (B), elles sont situées latéralement. Les observations au microscope électronique permettent toutefois de douter de la nature neurosécrétoire de telles fibres ; il est, par contre, possible d'émettre l'hypothèse (chapitre II (III A) que celles-ci renferment des mitochondries géantes (cf. B 1) et que leurs terminaisons le long du bord interne de la capsule du cerveau correspondent aux amas moruliformes observés par BOBIN et DURCHON (1952) après coloration des coupes par la fuchsine d'Altmann.

Il convient, dès maintenant, d'insister sur le fait que du matériel ayant une affinité pour la fuchsine paraldéhyde n'est bien visible au niveau du complexe cérébrovasculaire que chez des N. pelagica indifférenciées sexuellement ; les axones chargés de sécrétion, plus ou moins réunis en faisceaux, sont dirigés perpendiculairement à la capsule ; leur origine n'est pas décelable sur des coupes transversales, horizontales ou sagittales.

2) Les cellules infracérébrales (Pl. 41 et Figure 12).

Leur taille est variable selon le lieu de leur implantation ; elle s'accroît au niveau de l'invagination antérieure de la capsule, passe par un maximum à l'endroit correspondant au point A de la figure 12. Encore importante en C, elle diminue progressivement jusqu'au niveau de l'invagination postérieure. L'extension latérale de ces cellules est limitée par deux dérivées de la capsule qui relient le vaisseau infracérébral au cerveau (BOBIN et DURCHON, 1952, 1953). Certaines cellules sont fuchsinophiles.

Figure 12

Représentation schématique d'une coupe sagittale de ganglion sus-oesophagien de Nereis pelagica. La flèche indique la direction céphalocaudale. OA (oeil antérieur), ON (organe nucal), OP (oeil postérieur), représentent les points de repère extérieurs au cerveau.

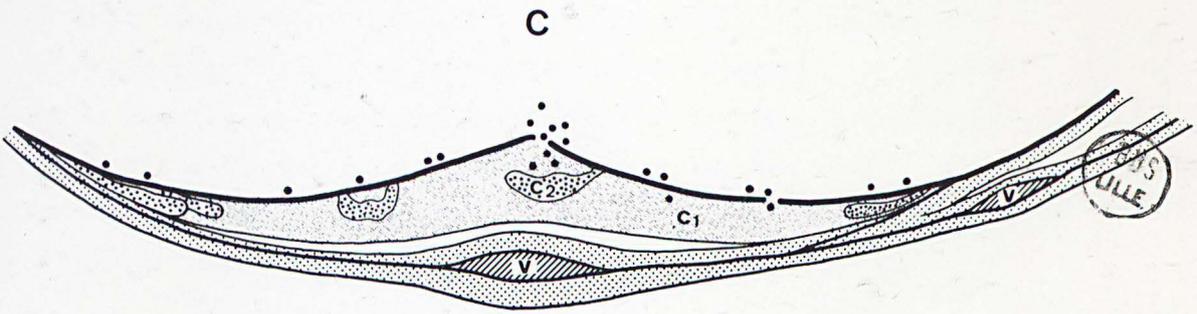
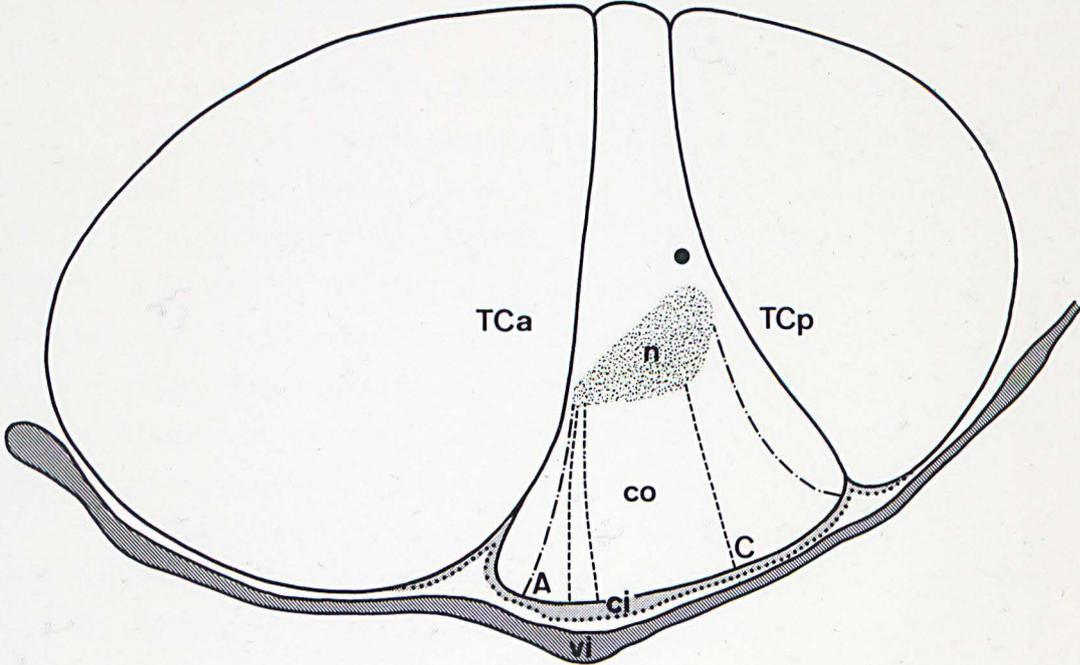
A-C, région du cône intracérébral (co) où les axones ont une direction perpendiculaire à la capsule basale ; ci, cellules infracérébrales ; co, cône fibreux intracérébral ; n, région du neuropile où s'accumule le matériel sécrétoire ; TCa, TCp, tubes coelomiques antérieur et postérieur ; vi, vaisseau infracérébral ; rond noir, emplacement de la commissure optique.

Figure 13

Dessin schématique d'une coupe transversale du complexe cérébrovasculaire observée au microscope électronique. C, cerveau ; c₁, c₂, cellules infracérébrales C₁, C₂ ; v, vaisseau sanguin. Les axones chargés de neurosécrétion sont représentés par des points (cf. également, Figure 20).



OA OP ON



3) Le réseau vasculaire (Pl. 7-9 ; Pl. 41 et 42 ; Figure 12) localisé dans la région médioventrale sous-jacente au cône intracérébral présente un développement maximal sous la zone A de la figure 12.

B - MICROSCOPIE ELECTRONIQUE (Figures 13, 14, 15, 20 et 21 ;
Tableau XV)

1) Le cône intracérébral

Il a été mentionné dans le paragraphe précédent que le cône fibreux est limité antérieurement et postérieurement par deux tubes coelomiques. Ces derniers, selon DEFRETIN (1955), représentent la trace de l'accolement, au cours du développement larvaire de deux masses cérébrales primitivement distinctes. Une section transversale d'un tube coelomique, observée au microscope électronique, montre, de la périphérie vers l'intérieur, une lame collagène reliée par ailleurs à la capsule du cerveau et des cellules musculaires apparemment fonctionnelles (Pl. 25, fig. b et c).

Les fibres qui caractérisent le cône intracérébral correspondent à plusieurs types. Certaines sont indubitablement de nature névroglie ; les gliofilaments s'attachent sur la capsule du cerveau en formant un demi-desmosome (COGGESHALL et al., 1964). Le cytoplasme, pauvre en organites, contient de gros granules d'un diamètre maximal de 4.300 Å, limités par une membrane. Leur contenu finement granuleux, moyennement dense aux électrons, présente parfois une ou plusieurs enclaves arrondies.

Parmi les autres catégories de fibres, l'une se termine le plus fréquemment au-dessus de la capsule, parfois au voisinage immédiat des cellules infracérébrales. Elle se caractérise essentiellement par l'abondance, au niveau de son extrémité, de mitochondries d'une taille souvent considérable. Ce type de fibres, déjà étudié (cf. chapitre II (III A) et ce chapitre (II A)), correspond peut-être à une catégorie de cellules observées dans le cerveau moyen et dont l'aspect polymorphe pourrait laisser envisager une nature névroglie (Pl. 61, fig. b).

Il convient de remarquer que les mitochondries présentent une évolution concomitante de l'âge de l'animal ; leur dimension, en particulier, s'accroît jusque chez l'Heteronereis.

Les autres types de fibres correspondent à des terminaisons axonales chargées de grains élémentaires de neurosécrétion. Toujours limités par une membrane, ces derniers se répartissent en plusieurs catégories dont chacune est caractéristique d'un type d'axone.

L'étude comparée de Nereis d'âge différent a révélé des variations dans l'aspect et la fréquence des fibres neurosécrétoires (Figure 21) ; les modifications, en relation certaine avec les différentes activités des cellules neurosécrétrices, sont également corrélatives de l'évolution morphologique des grains élémentaires. Il a en effet ^{été} précisé antérieurement (chapitre II) que le volume et, éventuellement, la densité du contenu des grains élémentaires croissent avec l'âge de l'animal ; cette caractéristique rend plus délicate la distinction des types cellulaires dont la filiation n'est pas encore complètement établie.

Chez la très jeune Nereis de quatorze métamères, aucune terminaison neurosécrétoire n'a pu être décelée.

Les vers indifférenciés sexuellement, ayant de trente à cinquante métamères, présentent par contre trois sortes de terminaisons (cf. Pl. 43, fig. b et Pl. 45, fig. e) appelées antérieurement, α , β et γ (DHAINAUT-COURTOIS, 1966 a).

Des confrontations récentes entre l'infrastructure des grains élémentaires contenus dans les péricaryones et dans les terminaisons axonales chez des animaux d'âge différent permettent d'envisager que les terminaisons α , β et γ appartiennent respectivement aux cellules II, I_b et I_a observées dans le noyau ganglionnaire 20 (cf. chapitre II). La correspondance ne peut être établie avec certitude que pour l'élément le plus abondant et le plus caractéristique (α et II) ; les données relatives aux autres éléments cellulaires (morphologie, localisation, fréquence, etc...) paraissent néanmoins suffisantes pour abandonner l'ancienne terminologie. Nous conviendrons donc que les terminaisons α , β et γ seront dorénavant désignées par le même terme que celui qui caractérise l'élément cellulaire auquel elles sont supposées appartenir ($\alpha = \text{II}$; $\beta = I_b$; $\gamma = I_a$).

Les axones I_a renferment des grains d'un diamètre inférieur à 1000 Å et à contenu moyennement dense aux électrons ; certains ont été observés au voisinage immédiat des cellules C_2 . Les axones I_b (grains d'un diamètre voisin de 1300 Å) n'ont par contre été repérés qu'au-dessus de la capsule du cerveau.

Les axones II, beaucoup plus nombreux, se terminent soit au-dessus de la capsule, soit parmi les cellules infracérébrales C_1 (cf. B 2) en particulier et renferment des grains d'un diamètre très variable (valeur moyenne : 1100 Å) à contenu dense aux électrons à l'exception de la zone périphérique.

Chez les vers d'âge moyen (diamètre ovocytaire voisin de 70μ pour les femelles), les terminaisons I sont rarement décelables : si quelques fibres I_a contiennent encore d'assez nombreux grains élémentaires (diamètre, 1100 à 1200 Å), les axones I_b probablement complètement déchargés de leur contenu ne sont plus visibles. Le matériel élaboré par les cellules II est par contre très abondant ; c'est en effet à ce stade que les terminaisons II renferment le nombre maximal de grains élémentaires. Il n'est pas impossible que cette caractéristique corresponde à une activité sécrétoire très importante ; l'examen comparé des péricaryones plaide également en faveur de cette hypothèse (cf. Pl. 16 et 17).

Chez l'Heteronereis, les terminaisons I sont complètement vides ; les axones II sont par contre encore chargés de nombreux grains très volumineux et très denses aux électrons.

Les résultats de ces observations semblent indiquer que les activités maximales I et II se situent à des stades différents du cycle vital de l'animal (période légèrement antérieure à la différenciation sexuelle pour les premières et âge moyen pour les secondes (Figure 21).

2) La région des cellules infracérébrales comporte donc à la fois des terminaisons axonales chargées de neurosécrétion et les cellules infracérébrales elles-mêmes qui se répartissent en deux types (Figure 20).

Le premier, C_1 (Pl. 51, fig. a ; Pl. 52), est formé de cellules insérées perpendiculairement à la capsule cérébrale et dont l'apex peut s'appliquer sur la paroi dorsale du vaisseau sous-jacent (Pl. 51, fig. b et c). Leurs faces latérales, souvent étroitement intriquées, présentent des zones de contact avec desmosomes (Pl. 56, fig. c). Ces cellules C_1 , qui ne sont pas sans rappeler le tissu glial, enveloppent les extrémités axonales et les cellules infracérébrales de type C_2 dans lesquelles elles peuvent pénétrer, surtout chez les animaux jeunes (Pl. 58). Le cytoplasme contient, dans la moitié basale, de très nombreuses mitochondries (Pl. 51), des ribosomes libres et un ou plusieurs corps de Golgi situés au voisinage du noyau et du côté apical (Pl. 52) ; la région moyenne se caractérise par la présence d'ergastoplasme, de reticulum endoplasmique et d'une formation d'aspect analogue à celui d'un lysosome (Pl. 52). La région apicale, pauvre en organites cellulaires, est souvent vacuolaire.

Les cellules infracérébrales C_2 ont une structure toute différente (Pl. 58). Beaucoup plus rares, elles se localisent essentiellement dans les

régions riches en terminaisons axonales II et I_a, et, latéralement, dans l'angle interne formé par la capsule et sa dérivée. Caractérisées en microscopie optique par leur fuchsinophilie, elles ont une structure qui rappelle celle des cellules neurosécrétrices. Leur cytoplasme contient des grains denses, plus ou moins abondants, limités par une membrane, d'un diamètre voisin de 950 Å chez le ver indifférencié sexuellement, d'environ 1500 Å chez l'Heteronereis. La richesse en ribosomes, concomitante d'une pauvreté en grains, plaide en faveur de la nature protéinique, voire peptidique de ces derniers. Comme il a été mentionné ci-dessus, ces cellules sont entourées par les cellules C₁. Il ne semble pas qu'elles puissent entrer en contact direct avec la paroi du vaisseau.

3) Structure de la paroi du réseau vasculaire et origine des cellules infracérébrales (Pl. 43, 47, 48, 49, 51).

Les relations assez étroites des cellules infracérébrales avec des terminaisons axonales chargées de grains de sécrétion et avec les cellules qui forment la paroi du réseau vasculaire, de même que la complexité de leur morphologie, invitaient à en rechercher la signification et donc l'origine. Nous envisagerons successivement l'étude de la capsule qui entoure le cerveau et des cellules péricapsulaires puis celle du réseau vasculaire.

a - Capsule et cellules péricapsulaires

(Pl. 44, fig. e ; Pl. 45, fig. a ; Pl. 40 ; Pl. 50)

La capsule anhiste qui entoure le cerveau comporte des fibres dont la périodicité, voisine de 500 Å, atteste de leur nature collagène. Cette capsule présente, à la périphérie, une zone amorphe correspondant sans doute à la lame basale des cellules péricapsulaires qui la recouvrent (Pl. 49, fig. a). Ces dernières forment un tissu épithélioïde très aplati généralement unistratifié, où l'on distingue essentiellement deux types cellulaires. Certaines cellules possèdent un diplosome, plusieurs corps de Golgi et un ergastoplasme généralement bien développé. Dans ce dernier, un matériel moyennement dense aux électrons et finement granuleux est souvent observable. Cet aspect rappelle celui des cellules mésenchymateuses encore indifférenciées des Vertébrés. Les autres cellules, de type musculaire, sont également en contact direct avec la capsule.

Elles sont essentiellement localisées dans les régions latérodorsales et latérales du cerveau. Les examens aux microscopes photonique et électronique semblent établir que les cellules tapissant la gouttière ventrale du cerveau, appelées cellules infracérébrales, sont en continuité avec les autres cellules péricapsulaires, ce qui plaide en faveur de leur origine commune, hypothèse déjà émise par DEFRETIN (1955).

a - Réseau vasculaire

On sait que le vaisseau dorsal des Nereis est suspendu dans la cavité du corps par l'intermédiaire des parois des sacs coelomiques. L'étude au microscope optique montre que ces parois se rattachent à la capsule du cerveau. L'examen infrastructural prouve que les lames basales des cellules péricapsulaires et celles des cellules des replis coelomiques sont en continuité (Pl. 49, fig. a), ce qui laisse supposer que les cellules péricapsulaires et, par conséquent, les cellules infracérébrales ont une origine mésodermique (DHAINAUT-COURTOIS, 1966 b). Les deux assises de cellules qui forment les replis coelomiques sont réunies par une trame collagène dans laquelle le plasma sanguin semble pouvoir s'infiltrer (Pl. 47 à 50). Ces constatations semblent expliquer la structure de la paroi du réseau vasculaire (Pl. 47) comportant, de l'intérieur vers la périphérie, des fibres collagènes, des faisceaux de très fins filaments, les lames basales des cellules périvasculaires. Ces cellules, comme celles de la capsule cérébrale et des replis coelomiques, appartiennent essentiellement à deux types cellulaires (Pl. 47, 49 et 50) ; toutefois, un troisième, probablement issu du premier (Pl. 48), d'aspect également mésenchymateux, fongiforme, situé dans la partie proximale du vaisseau dorsal, représente peut-être l'origine d'éléments coelomiques.

Le réseau vasculaire infracérébral qui est en communication directe avec le vaisseau dorsal (BOBIN, 1951) a une structure analogue. Il présente toutefois une polarité évidente. Tandis que les cellules de la paroi ventrale du réseau sont généralement des cellules musculaires, les cellules de la paroi dorsale, situées directement sous les cellules infracérébrales sont endothéliformes (Pl. 43, fig. a ; Pl. 51, fig. b). D'autre part, le réseau vasculaire infracérébral est relié latéroventralement à la capsule par des replis des parois coelomiques (Figures 13 et 20).

Les résultats de l'étude infrastructurale du complexe cérébro-vasculaire de N. pelagica permettent de penser que les cellules infracérébrales ont une origine mésodermique. Il semble d'autre part que les vaisseaux sanguins du réseau infracérébral soient, en fait, des lacunes situées entre deux assises de cellules coelomiques ; la structure de leur paroi dépourvue d'endothélium se trouve ainsi expliquée. Des aspects analogues ont été décrits par exemple chez Sabella pavonina Savigny (KOECHLIN, 1966) et surtout chez l'Oligochète Eisenia foetida (HAMA, 1960 ; VAN GANSEN, 1962). Selon TAKEUCHI (1968), les capillaires situés dans le ganglion cérébral du ver de terre auraient une structure semblable.

Le réseau infracérébral, à polarité nette, serait par conséquent formé de lacunes localisées dans des replis coelomiques attachés, au moins latéroventralement, à la capsule du cerveau. Une telle disposition isole, sous le cerveau des Nereis, une zone neuro-glandulo-vasculaire dont le rôle est probablement primordial dans la diffusion des substances hormonales.

4) Cycle évolutif des cellules infracérébrales (Figures 14 et 15)

L'étude infrastructurale du complexe cérébrovasculaire de N. pelagica a montré que les cellules infracérébrales ont une organisation beaucoup plus complexe que celle des autres cellules péritonéales. L'origine des cellules C_1 et C_2 , de même que leurs relations avec le vaisseau sous-jacent et les axones des cellules neurosécrétrices cérébrales, ont été envisagées précédemment. Ces cellules, dont la signification physiologique est actuellement encore inconnue, présentent des modifications concomitantes de l'âge du ver que nous avons étudiées au microscope électronique.

Des N. pelagica des deux sexes ont été réparties en trois lots : vers indifférenciés sexuellement, vers immatures possédant des produits génitaux libres dans le coelome, Heteronereis. Les méthodes de fixation, d'inclusion et de coloration sont les mêmes que celles utilisées précédemment.

Comme il a été déjà précisé, l'aspect morphologique des cellules infracérébrales permet de distinguer des cellules C_1 et C_2 . Les cellules C_1 sont attachées directement à la capsule collagène qui entoure le cerveau et se caractérisent essentiellement par l'abondance des mitochondries dans leur cytoplasme. Très polymorphes, souvent plus larges que hautes, ces

cellules sont en continuité avec les autres cellules péritonéales dans les régions latérales de la gouttière située sous le cerveau. Ceci explique que la différenciation maximale soit observée dans la région voisine du plan sagittal de l'animal. Les cellules C_1 présentent entre elles de nombreuses interdigitations. Elles entourent les cellules C_2 , les terminaisons axonales neurosécrétoires et présentent avec les cellules de la paroi du vaisseau sous-jacent des relations assez étroites.

Les cellules C_2 sont très différentes des cellules C_1 . Elles se caractérisent par la présence dans leur cytoplasme de grains élémentaires de sécrétion qui les font ressembler aux cellules neurosécrétrices cérébrales. Les cellules C_2 ne possèdent toutefois pas de prolongement de type axonal ; ce dernier fait plaide en faveur de l'hypothèse relative à leur origine mésodermique. Elles sont généralement allongées parallèlement à la capsule cérébrale. Elles sont enveloppées par les cellules C_1 et sont souvent situées au voisinage immédiat des terminaisons axonales issues du cerveau.

Nous envisagerons successivement l'évolution des cellules C_1 et C_2 au cours de la vie de la Nereis.

a - Cellules C_1 (Figure 14)

Chez des Nereis de quatorze métamères, aucune cellule infracérébrale différenciée n'a été observée. Nous présentons, sur la planche 72, la région ventrale du cerveau et la gouttière infracérébrale. A ce niveau, les cellules péricapsulaires et péritonéales sont peu évoluées.

Chez les vers légèrement plus âgés, ayant de trente à cinquante métamères, les cellules C_1 , peu différenciées ont un aspect qui rappelle parfois encore celui des cellules péritonéales (Pl. 51, fig. b ; Pl. 58). Elles sont toutefois généralement dépourvues de centrioles. Les interdigitations et les desmosomes entre les cellules C_1 existent déjà mais sont peu prononcés. La membrane plasmique apicale présente peu d'invaginations. Le noyau arrondi ou lobé n'est qu'exceptionnellement échancré ; hétérochromatine et nucléoles y sont visibles. Dans le cytoplasme, quelques formations filamenteuses sont observables. Les mitochondries, déjà très nombreuses, n'ont toutefois pas l'aspect caractéristique qu'elles acquièrent chez des animaux possédant des produits génitaux dans le coelome. Les crêtes sont nombreuses mais la matrice mitochondriale est claire. L'ergastoplasme est bien représenté mais le réticulum endoplasmique semble rare. Les ribosomes libres sont par contre généralement très abondants. Les corps de Golgi, de même que les

grains élémentaires de sécrétion sont rares. Quelques corps L limités pour la plupart par une membrane, de taille variable (voisine de $0,5 \mu$), à contenu parfois très dense aux électrons, sont souvent localisés au voisinage de l'appareil de Golgi.

Chez les vers d'âge moyen (Nereis dont les ovocytes ont un diamètre moyen de 30 à 70μ ou Nereis mâles récoltées 4 à 5 mois avant la maturité sexuelle), les interdigitations entre les cellules sont profondes et renferment souvent une ou plusieurs mitochondries (Pl. 51, fig. a ; Pl. 52, fig. a). Les desmosomes ("maculae adhaerentes", ou "zonulae adhaerentes" près de la capsule) sont nombreux. Le noyau, généralement lobé, présente souvent des échancrures qui peuvent être profondes ; hétérochromatine et un ou deux nucléoles peuvent y être observés (Pl. 51). Dans le cytoplasme, en plus de quelques microtubules typiques, les formations filamenteuses, déjà mentionnées chez le ver jeune, sont abondantes et groupées en faisceaux généralement parallèles à la capsule (Pl. 52). L'examen de sections transversales de ces formations semble indiquer qu'il s'agit peut-être de microtubules d'un très petit calibre ; ces images sont à rapprocher de celles observées dans les cellules épidermiques (cf. chapitre III) et que nous n'avons pu interpréter avec certitude. Les mitochondries, excessivement nombreuses, sont essentiellement localisées dans la moitié basale des cellules (Pl. 51, fig. a ; Pl. 52, fig. c). Elles possèdent une matrice relativement dense aux électrons ; leurs crêtes, en nombre très variable, sont étroites et souvent très allongées. L'ergastoplasme, assez bien développé, peut présenter des dilatations dont l'intérieur est relativement dense aux électrons. Certaines cellules possèdent de nombreux ribosomes libres tandis que d'autres en sont pratiquement dépourvues ; ce dernier fait confère aux cellules C_1 un aspect foncé ou clair. Le réticulum endoplasmique est souvent assez abondant (Pl. 51, fig. a). Il semble former des réseaux surtout vers l'apex des cellules où se dessinent également des invaginations parfois profondes de la membrane plasmique. Plusieurs corps de Golgi sont situés au voisinage du noyau. Les vésicules golgiennes sont petites et claires. Quelques grains de sécrétion, moyennement denses aux électrons à l'exception d'une zone claire périphérique, sont disséminés dans le cytoplasme (diamètre voisin de 1000 \AA). Quelques corps L sont généralement rassemblés dans la moitié apicale de la cellule (Pl. 52).

Chez les Heteronereis, les cellules C_1 dont la taille s'est accrue ont un aspect qui rappelle celui des cellules C_1 des vers d'âge moyen mais présentent souvent des caractères encore plus marqués, surtout au voisinage du plan sagittal de l'animal. Nous avons en effet mentionné au début de ce paragraphe qu'une différenciation des cellules infracérébrales s'observe de la région latérale vers la ligne médiane de la gouttière ; il suffira, à ce sujet, de comparer la morphologie des cellules C_1 , voisines des dérivées latérales de la capsule cérébrale (Pl. 50, fig. a ; Pl. 54, fig. b), ou, au contraire, situées près du plan sagittal (Pl. 54 à 57 ; Pl. 59, fig. a).

Dans la région médiane de la gouttière, les interdigitations entre les cellules sont très nombreuses et les desmosomes sont plus longs (Pl. 56, fig. c). Les invaginations de la membrane plasmique apicale sont larges, profondes et déterminent de véritables papilles (Pl. 51, fig. c ; Pl. 59, fig. a). Sur les coupes, la relation entre cellules C_1 et vaisseau apparaît néanmoins moins étroite que chez le ver indifférencié sexuellement (Pl. 51, fig. b).

Les noyaux très échancrés possèdent un à deux nucléoles mais certains présentent, peut-être, quelques signes de dégénérescence (plage plus claire limitée par une simple membrane, par exemple (Pl. 55, fig. a)).

Dans le cytoplasme, les formations filamenteuses peuvent être abondantes (Pl. 56, fig. c).

L'évolution des mitochondries est particulièrement importante (Pl. 54 à 57) ; très nombreuses et volumineuses, celles-ci sont souvent groupées en paquets, surtout dans la moitié basale de la cellule. La matrice est généralement moins dense et les crêtes sont plus larges et plus courtes que chez les vers d'âge moyen. Certaines mitochondries présentent un aspect particulier ; quelques-unes, dépourvues de crêtes, ont une matrice d'aspect granuleux et moyennement dense aux électrons (Pl. 56, fig. b). D'autres, très polymorphes, sont annulaires ou s'enroulent en donnant plusieurs couches concentriques (Pl. 55, fig. c ; Pl. 56, fig. a). Dans ce dernier cas, les crêtes semblent pouvoir s'allonger parallèlement à la surface mitochondriale et leurs extrémités renflées donnent peut-être naissance à des vésicules (Pl. 55, fig. c ; Pl. 56).

Le réticulum, d'aspect analogue à celui des cellules des vers immatures, voisine avec l'ergastoplasme ; ce dernier, plus ou moins abondant selon la cellule envisagée, présente des citernes dont le contenu est moyennement dense aux électrons (Pl. 55, fig. b ; Pl. 57, fig. a).

L'ergastoplasme peut présenter des relations avec la membrane plasmique ; dans ce cas, le côté de la citerne tourné vers le cytoplasme peut conserver ses ribosomes tandis que le côté situé vers la membrane plasmique est agranulaire (Pl. 55, fig. a et b). Il semble qu'il puisse exister des ponts entre ce dernier et la membrane plasmique (Pl. 55, fig. a). Cette observation est à rapprocher de celle qui ont été effectuée WALKER et SCHRODT (1966) au niveau de triades caractéristiques du tissu musculaire ; les ponts observés à ce niveau pourraient, selon ces auteurs, favoriser les échanges importants entre le milieu extérieur et le sarcoplasme. Ces différenciations ergastoplasmiques que nous venons de décrire, relativement nombreuses et révélatrices vraisemblablement d'échanges intercellulaires importants, possèdent toujours, dans la cellule voisine, une figure homologue disposée symétriquement par rapport à l'espace intercellulaire.

Le voisinage immédiat de certaines citernes ergastoplasmiques et des mitochondries laisse également prévoir des relations entre ces deux organites (Pl. 55, fig. c). Ceux-ci semblent d'ailleurs liés à la destinée de corps denses généralement limités par une membrane (Pl. 57), déjà représentés chez des vers d'âge moyen, mais dont la taille maximale est atteinte chez l'Heteronereis.

Il convient aussi de signaler la présence dans le cytoplasme de ribosomes libres, parfois relativement abondants et groupés en polysomes (Pl. 55, fig. b) et de particules B de glycogène (Pl. 57, fig. a) ; l'existence de ce polysaccharide a été vérifiée par utilisation de la technique de THIERY (1967) (Pl. 60).

Les cellules C₁ se caractérisent également par la pauvreté en grains élémentaires qu'elles contiennent (Pl. 57, fig. b). Ceux-ci ont peut-être une origine golgienne (Pl. 53, fig. b) et se déchargent aussi bien dans les espaces intercellulaires situés près de la capsule cérébrale (Pl. 53, fig. c ; Pl. 54, fig. b) qu'au niveau des papilles apicales. Notons que des grains d'aspect analogue, et contenus probablement dans les cellules péritonéales qui bordent le vaisseau du côté dorsal, se déversent directement dans le sang (Pl. 53, fig. a). La proximité entre des vésicules, des corps multivésiculaires d'origine, au moins partiellement golgienne, et des mitochondries, apparaît sur la figure a de la planche 54.

FIGURE 14

Représentation schématique de l'évolution des cellules infracérébrales C₁ de Nereis pelagica.

A - Jeune Nereis encore indifférenciée sexuellement

B - Nereis d'âge moyen (pour une femelle, diamètre ovocytaire voisin de 70 μ)

C - Heteronereis

Remarquer - la pauvreté en grains de sécrétion,

- l'augmentation de taille des cellules et du nombre d'organites cellulaires,

- la variation de la morphologie des mitochondries,

- les invaginations au niveau de la partie apicale des cellules.

Ca, capsule collagène située entre le cerveau et la glande infracérébrale.

Cd, corps dense.

Cpv, cellule périvasculaire

mi, mitochondrie

re, reticulum endoplasmique

Vi, vaisseau infracérébral.



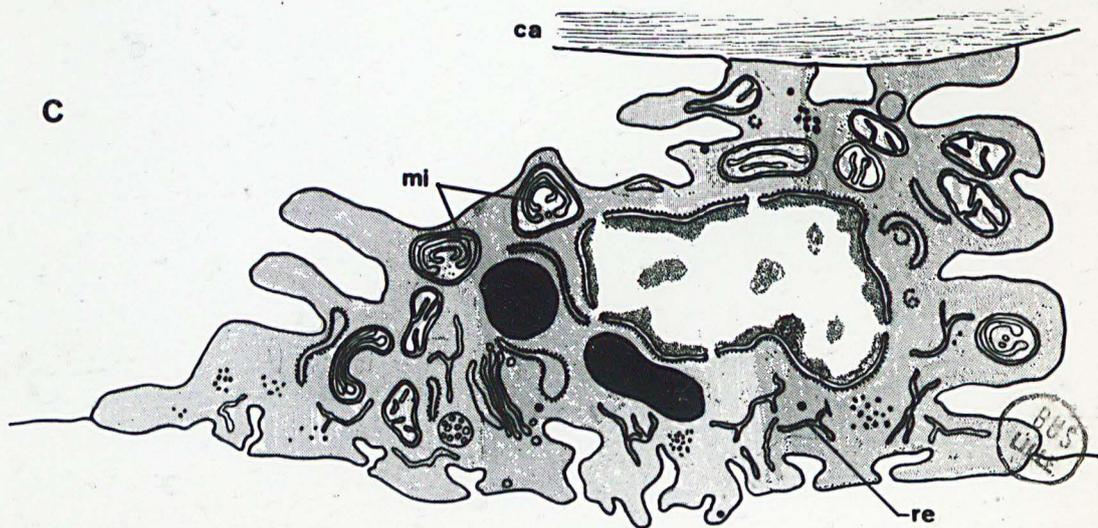
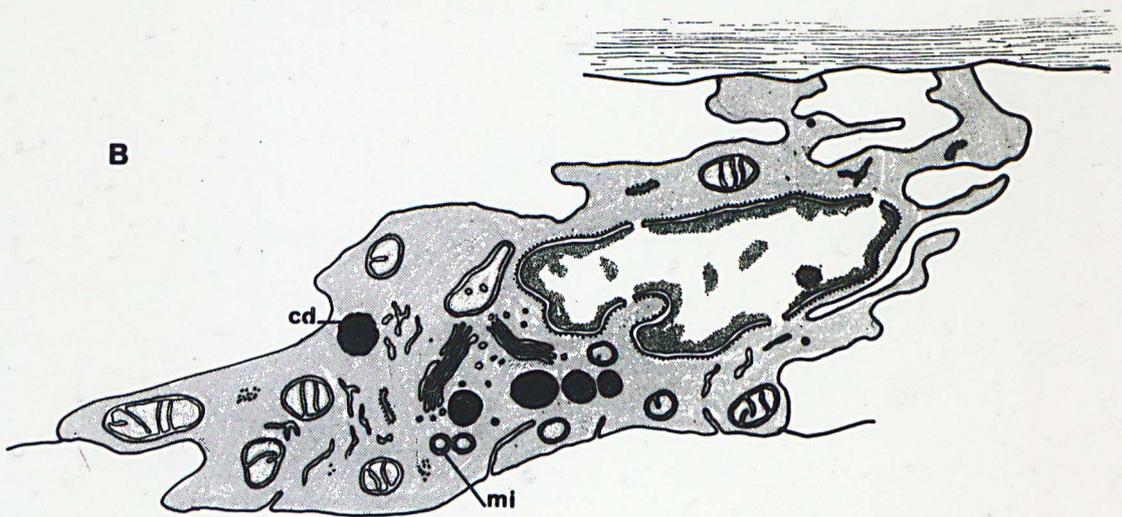
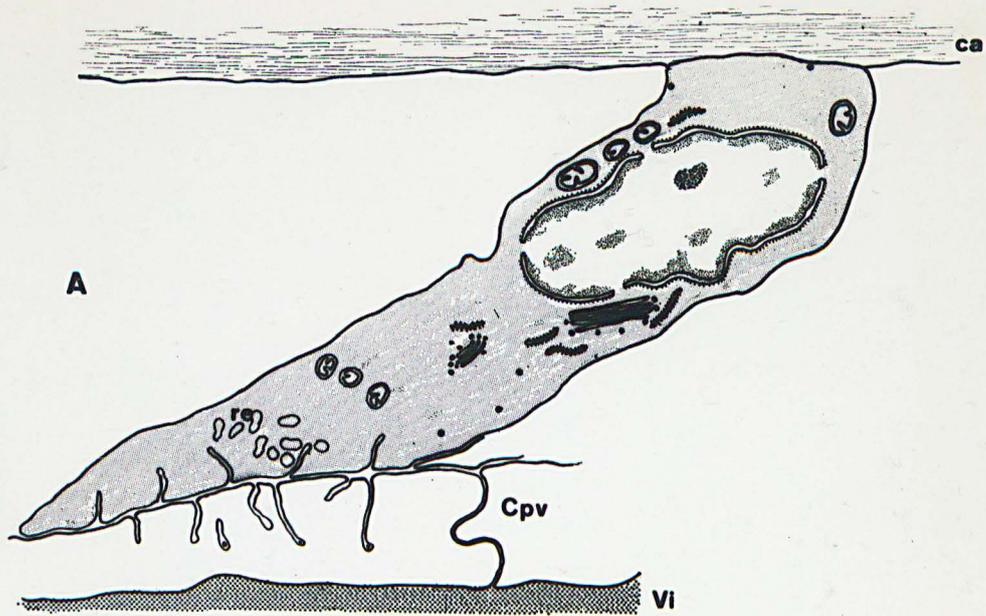


FIGURE 15

Représentation schématique de l'évolution des cellules infracérébrales C₂ de Nereis pelagica ; celles-ci sont entourées par des cellules C₁.

A - Jeune Nereis encore indifférenciée sexuellement.

B - Nereis d'âge moyen (pour une femelle, diamètre ovocytaire voisin de 70 μ)

C - Heteronereis

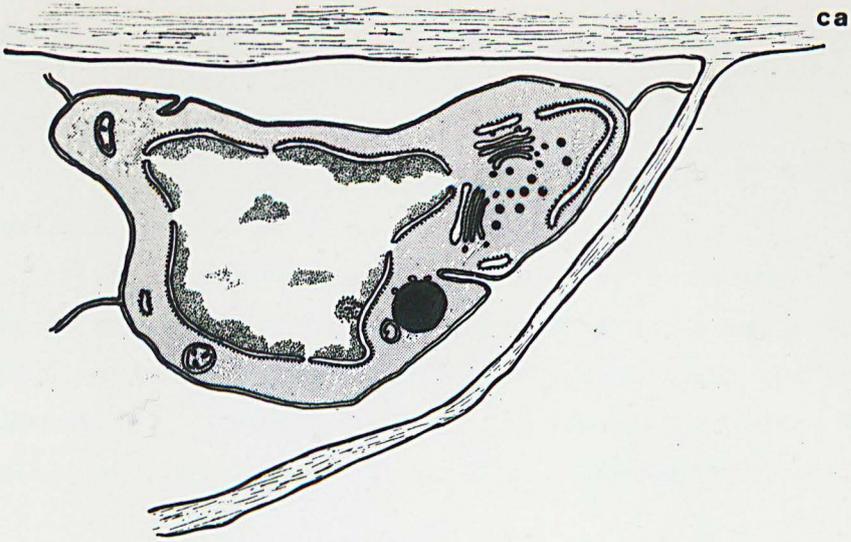
Remarquer - l'appareil de Golgi très actif chez la jeune Nereis,

- l'abondance des grains de sécrétion chez les Nereis plus âgées,

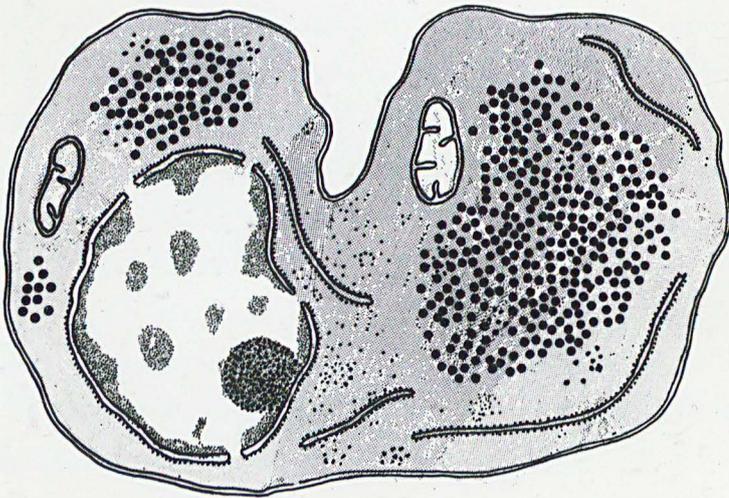
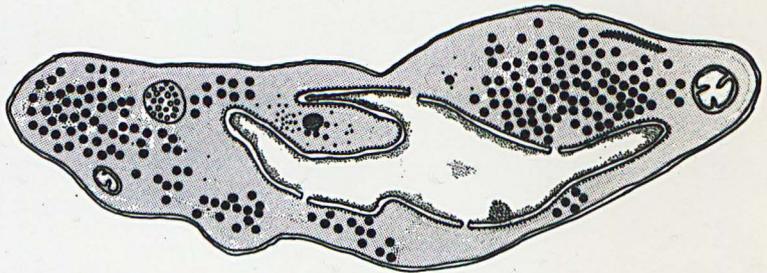
- le volume du nucléole et l'importance de l'ergastoplasme chez l'Heteronereis.

Ca, capsule collagène qui entoure le cerveau.





B



restantes, le nucléole est néanmoins souvent très développé (diamètre voisin de 1μ) et le cytoplasme généralement rempli de grains de sécrétion présente parfois encore un appareil de Golgi.

Deux aspects caractéristiques des cellules C_2 de l'Heteronereis sont visibles sur la planche 59 :

Sur la figure a, l'abondance en grains de sécrétion laisse présager que le matériel n'est plus éliminé,

Sur les figures b et c, la pauvreté en grains de sécrétion et la présence de polysomes permettraient au contraire de supposer une activité naissante ; les figures d'aspect analogue à des cytolysomes et l'enroulement de l'appareil de Golgi non fonctionnel (non visible sur la planche) plaident néanmoins en faveur d'un dérèglement du métabolisme cellulaire.

C - DISCUSSION

L'étude en microscopie électronique de la région du complexe cérébrovasculaire de N. pelagica a permis, d'une part, de vérifier l'hypothèse de BOBIN et DURCHON relative à la présence de terminaisons neurosécrétoires à ce niveau et, d'autre part, de distinguer deux catégories de cellules infracérébrales, d'origine mésodermique probable, et ayant chacune une évolution nette.

1) Terminaisons axonales

Les terminaisons neurosécrétoires correspondent à trois types I_a , I_b et II (γ , β et α de l'ancienne terminologie (DHAINAUT-COURTOIS, 1966 a)). Certaines, I_b en particulier, se terminent au-dessus de la capsule du cerveau, situation analogue à celle observée par FOLLENIUS (1965) au niveau de la neurohypophyse de certains Poissons. D'autres terminaisons axonales (I_a et II), en contact direct avec les cellules infracérébrales, ne sont pas sans rappeler celles décrites dans la méso et la métahypophyse de Poissons (FOLLENIUS, 1965) et dans certaines glandes endocrines des Insectes (SCHARRER, 1963).

Il convient d'insister sur le fait que les fibres neurosécrétoires situées au niveau du complexe cérébrovasculaire des Nereis ne présentent pas de jonctions synaptoides ou neurosécrétomotrices ; seule, la présence de petites vésicules indique probablement le site exact de la décharge de

la neurosécrétion. Il est possible de penser que ces axones contribuent à la formation d'un "neuropile neurosécrétoire" (BERN, 1966), leur sécrétion atteignant éventuellement les cellules infracérébrales par diffusion. Une telle association entre des cellules endocrines et les fibres les innervant a, par exemple, été observée par ROBERTSON (1967), par KNOWLES et al. (1967) et par NISHIOKA et BERN (1967), respectivement, dans le corps ultimobranchial de Rana, dans la pars distalis de Hippocampus et dans la glande pituitaire de Tilapia.

L'observation du complexe cérébrovasculaire de Nereis d'âge différent montre que les activités sécrétoires des cellules I et II (cf. chapitre II) ne sont pas synchrones. Le matériel issu de ces cellules est abondant respectivement chez le ver indifférencié parvenu à un stade proche de l'apparition des produits génitaux dans le coelome et chez la Nereis d'âge moyen. Il convient également de noter qu'aucune terminaison sécrétoire n'a été observée chez l'animal très jeune (quatorze métamères) et que chez l'Heteronereis, seules sont encore repérables des axones chargés de grains 2.

Un quatrième type de fibres contient en sa terminaison constamment intracérébrale, non pas des grains élémentaires mais de très nombreuses mitochondries formant une masse compacte et présentant une évolution qui se poursuit jusqu'au moment de la maturation sexuelle de l'animal. Par rapprochement avec les fibres issues de cellules appartenant au type cellulaire 4 décrites chez Theromyzon rude par HAGADORN et al. (1963), nous avons précédemment (DHAINAUT-COURTOIS, 1966 a) émis l'hypothèse que ces fibres pourraient être de nature axonale. Des cellules contenant aussi des mitochondries géantes ont depuis été observées dans le cerveau moyen ; leur aspect relativement polymorphe peut laisser supposer qu'il s'agit peut-être d'éléments névrogliaux.

2) Cellules infracérébrales

L'étude infrastructurale comparée des cellules recouvrant le vaisseau et les replis coelomiques et des cellules infracérébrales encore peu différenciées laisse présager que toutes ces cellules ont une origine commune, de nature mésodermique. Cette hypothèse que semblent vérifier les observations au microscope électronique avait déjà été émise par DEFRETIN (1955) ; elle est également en accord avec les données relatives au développement larvaire du prostomium de Glycera alba. ÅKESSON (1968) mentionne en

effet la présence de mésoderme à la base du ganglion sus-oesophagien de très jeunes larves de cette Annélide Polychète. L'examen de la morphologie des cellules infracérébrales à des stades différents de la vie des Nereis permet de mettre en évidence un cycle évolutif aussi bien au niveau des cellules C_1 que des cellules C_2 .

a - Les cellules C_1 sont de beaucoup les plus nombreuses et semblent se différencier plus tardivement que les cellules C_2 . Leur évolution est unidirectionnelle ; l'augmentation de taille et les modifications dans la structure de certains organites cellulaires, les mitochondries en particulier, se poursuivent jusque chez l'Heteronereis.

Comme certaines cellules C_2 , la plupart des cellules C_1 de vers indifférenciés sexuellement sont encore de taille relativement réduite. Dans leur cytoplasme, la présence de nombreux ribosomes libres, d'un ergastoplasme dont les dilatations sont remplies d'une substance moyennement dense aux électrons et d'un appareil de Golgi bien développé, rappelle l'aspect des cellules embryonnaires des "plis coelomiques" voisins. A ce stade, quelques cellules C_1 possèdent encore deux centrioles.

Ce n'est que chez les vers d'âge moyen ou sub-épitoques que les cellules atteignent un haut degré de différenciation. L'évolution de ces dernières se marque morphologiquement par l'accroissement de leur taille, le contact plus étroit entre les cellules voisines qui aboutit à la formation d'un tissu épithélioïde, le développement d'invaginations de plus en plus profondes et larges de la membrane plasmique apicale. Dans le cytoplasme, les filaments ou les tubules, les mitochondries, le réticulum endoplasmique sont plus abondants. Les mitochondries présentent en outre un cycle évolutif et les corps L, souvent très denses aux électrons, deviennent nombreux et plus volumineux.

Chez l'Heteronereis, ces transformations sont encore plus marquées. On peut toutefois se demander si certaines cellules C_1 ne présentent pas à ce stade quelques signes de dégénérescence. Tandis que les corps denses eux-mêmes rappellent les vacuoles autophagiques décrites par BEAULATON (1967) dans la glande prothoracique de Antheraea pernyi Guèr. au stade prénympal, l'ensemble formé par les corps L et leur enveloppe ressemble aux "Zwiebelkörperchen" présents dans les cellules péritonéales recouvrant la chaîne nerveuse du ver de terre (STAUBESAND, KUHLO et KERSTING, 1963).

La pauvreté en grains de sécrétion, la richesse en réticulum endoplasmique, les figures formées par les mitochondries, ne sont pas sans rappeler certains aspects déjà décrits dans des tissus impliqués dans l'élaboration de stéroïdes, les corpora allata, par exemple (WAKU et GILBERT, 1964 ; ODHIAMBO, 1966 a et b). Une grande prudence doit néanmoins être observée dans l'interprétation ; nous avons, en effet, mentionné dans le paragraphe précédent qu'une évolution mitochondriale synchrone a été observée dans des fibres intracérébrales de nature présumée névroglie.

b - Les cellules C_2 atteignent leur haut degré de différenciation avant les cellules C_1 . Chez les jeunes vers de cinquante segments environ, certaines cellules sont encore très riches en ribosomes libres mais la présence dans la plupart d'entre elles de plusieurs corps de Golgi atteste de leur grande activité sécrétoire.

Dans ce cas, la pauvreté éventuelle en grains élémentaires de sécrétion pourrait permettre de penser à une élimination effective mais la présence de corps denses permet aussi de songer à un stockage au niveau de ces derniers.

Chez les vers plus âgés possédant des produits génitaux dans le coelome et surtout chez les Heteronereis, les cellules C_2 semblent moins nombreuses et probablement moins actives. Certaines possèdent encore un appareil de Golgi mais la plupart sont vraisemblablement dans un état de repos physiologique (présence de très nombreux grains élémentaires dans le cytoplasme, ergastoplasme aplati, périphérique, etc...).

Comme les terminaisons neurosécrétoires, mais contrairement aux cellules C_1 , les cellules C_2 ne sont jamais en contact direct avec les parois du réseau sanguin ; leur morphologie plaide néanmoins en faveur de leur fonction sécrétoire, la diffusion du matériel se faisant probablement, comme d'ailleurs celui des cellules C_1 , par les espaces intercellulaires.

D - CONCLUSION

Les terminaisons neurosécrétoires et les cellules infracérébrales contribuent donc à la formation d'un complexe neuroglandulaire dont l'aspect et l'origine présentent des analogies avec les corpora allata des Insectes. Une étude récente réalisée en microscopie électronique (GOLDING et al, 1968)

sur N. diversicolor, N. limnicola, N. vexillosa et Platynereis agassizii a permis de vérifier la constance des éléments cellulaires que nous avons observés chez N. pelagica et, occasionnellement, chez N. diversicolor. La taille des cellules infracérébrales, variable selon les espèces, est maximale chez N. limnicola (hermaphrodite vivipare) lors de la maturité sexuelle. Ce dernier caractère, analogue à celui que nous avons décrit chez N. pelagica laisse supposer que les cellules C_1 sont encore fonctionnelles à ce stade.

Deux types de terminaisons axonales correspondant peut-être, selon les auteurs, aux types α (II) et γ (I_a) de N. pelagica ont été observés chez des N. limnicola mais il ne semble pas que la fréquence de ces terminaisons ait été envisagée chez des vers d'âge différent. La comparaison qui eût été particulièrement intéressante dans la localisation de la substance responsable de l'inhibition de la maturation des produits génitaux n'est donc, malheureusement, pas possible.

L'étude du complexe cérébrovasculaire de N. pelagica a révélé des rapports topographiques étroits entre les cellules neurosécrétrices et infracérébrales ; ces dernières dont la fonction endocrine est vraisemblablement probablement un intermédiaire entre le tissu nerveux et le sang.

Les cellules neurosécrétrices correspondant aux terminaisons I_a et I_b et les cellules infracérébrales C_2 d'une part, les cellules neurosécrétrices II et infracérébrales C_1 d'autre part, présentent des cycles évolutifs presque synchrones. L'intervention, dans les phénomènes de sexualisation, en particulier, des différents éléments caractéristiques du complexe cérébrovasculaire apparaît donc possible.

La discussion relative à la signification physiologique de l'ensemble sera poursuivie (cf. Discussion gén.) lorsque l'examen comparé des cellules nerveuses du système nerveux central (chapitre V) et l'étude cytochimique du matériel sécrétoire (chapitres VI et VII) auront permis une meilleure définition des cellules neurosécrétrices sensu-stricto.

CHAPITRE V

LA CHAÎNE NERVEUSE.

COMPARAISON ENTRE LES TYPES CELLULAIRES I-VI DU GANGLION SUS-OESOPHAGIEN ET A-C DE LA CHAÎNE NERVEUSE.

GENERALITES

Les résultats de l'étude morphologique des cellules les plus caractéristiques du ganglion sus-oesophagien et de la gouttière infracérébrale ont été rapportés dans les chapitres précédents.

Dans le cadre de l'interprétation physiologique des divers processus sécrétoires enregistrés à ces niveaux, il nous a semblé que la comparaison entre tous les types de neurones du système nerveux central pourrait être utile. Celle-ci devrait permettre de distinguer les éléments communs ou, au contraire, propres au ganglion sus-oesophagien et à la chaîne nerveuse, et de déceler certaines relations interneuronales.

Jusqu'à présent, la chaîne nerveuse des Nereidae a été peu étudiée sur le plan de la neurosécrétion. SMITH (1957), dont nous utiliserons la nomenclature, s'est surtout intéressé à l'examen de certains trajets axonaux et des nerfs. HERLANT-MEEWIS et VAN DAMME (1962 a) ont décrit chez N. diversicolor des cellules vraisemblablement neurosécrétoires rappelant le type "c" (B. SCHARREER, 1936). DEFRETIN (1952) s'est plus particulièrement attaché à l'étude comparée de la sécrétion de polyosides chez plusieurs Nereidae. Il nous a semblé intéressant d'entreprendre la recherche systématique des différents types de neurones sécréteurs.

Les travaux ont été réalisés en collaboration avec M. WAREMBOURG (1966 ; 1968) (DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1967, 1969 b).

MATERIEL ET TECHNIQUES

Des N. pelagica d'âge et de sexe différents ont été utilisées.

Les larves ont été élevées selon la méthode décrite dans le chapitre II.

Pour l'étude en microscopie optique, des tronçons (trois à quatre métamères) ont été prélevés dans les régions antérieure, moyenne et postérieure du corps de l'animal. La région moyenne a été examinée au microscope électronique.

Pour que les rapprochements puissent être effectués dans les meilleures conditions possibles, les techniques employées ont toujours été strictement identiques à celles qui avaient été choisies pour l'étude du ganglion sus-oesophagien :

Microscopie optique. Fixation par le liquide de Bouin-Hollande dépourvu d'acide acétique ; coupes frontales ou transversales d'une épaisseur de 6 à 7 μ et généralement colorées par la technique de HALMI (1952) (variante de CLARK (1955)) qui a servi de base à nos observations. Accessoirement, les techniques de Gomori à l'hématoxyline chromique (1941), de Hotchkiss-Mc Manus (A.P.S.) (1948), du Schiff selon Bauer (1933) ont été employées. La coloration par la méthode de VOLKONSKY (1927) a été réalisée après fixation au Helly et postchromisation à froid d'une durée moyenne de 5 jours (Tableau IX, chapitre VI) (cf. bibliographie, in LISON, 1960).

Microscopie électronique. Il convient de noter que la fixation a apporté des résultats moins satisfaisants pour les tissus de la chaîne nerveuse que pour ceux des cerveaux traités simultanément. Il est possible que le volume du matériel employé (2 à 4 métamères) pour obtenir une bonne orientation des blocs soit seul responsable. On peut penser également que la forte concentration du fixateur en glutaraldéhyde (6,5 %), utilisée avec un relatif succès dans le ganglion sus-oesophagien qui est entouré d'une capsule conjonctive assez épaisse, soit trop importante au niveau de la chaîne où la pénétration du fixateur n'est peut-être guère retardée.

Nous avons déjà mentionné dans le paragraphe précédent (Généralités) que la nomenclature de SMITH relative aux nerfs a été utilisée pour la localisation des différents groupes cellulaires.

OBSERVATIONS

L'étude morphologique des cellules sécrétrices de la chaîne nerveuse de N. pelagica a été effectuée sur des individus d'âges variés. Comme nous le verrons ultérieurement (II), le nombre maximal de cellules sécrétrices est enregistré chez des vers d'âge moyen (\varnothing avec diamètre ovocytaire voisin de 70 μ). C'est donc à cette catégorie de Nereis que, dans un premier temps, nous nous référerons pour localiser et décrire les principaux types de neurones. L'évolution de ces derniers sera ensuite envisagée.

Les types cellulaires qui auront pu être ainsi définis seront également comparés à ceux décrits antérieurement (chapitre II) dans le ganglion sus-oesophagien.

I - LOCALISATION ET MORPHOLOGIE DES CELLULES SECRETRICES CHEZ UNE NEREIS
D'AGE MOYEN

A - MICROSCOPIE OPTIQUE (Pl. 62 et 63 ; Figures 16 et 17)

La majorité des neurones de taille variable (11 μ à 19 μ), souvent ovoïdes, ont un contour plus ou moins irrégulier. Leur noyau arrondi, assez pauvre en chromatine, occupe une position variable (apicale, centrale ou basale) et possède un ou plusieurs nucléoles très apparents. Leur cytoplasme, colorable par le vert lumière (colorant de fond de la technique de Clark), renferme parfois des granulations A.P.S. positives, plus ou moins nombreuses. Le péricaryone de quelques neurones présente aussi des granules rouges après coloration par le Schiff selon BAUER. Leur axone, peu visible, s'enfonce dans le neuropile. Ce dernier, uniformément colorable par le vert lumière, a une structure presque homogène. Chaque ganglion renferme des neurones se signalant par leur forte chromophilie. Ces cellules, vraisemblablement sécrétrices, sont plus ou moins nombreuses et présentent des affinités tinctoriales diverses ; elles occupent toujours la même position. Trois groupes principaux, deux antérieurs et un postérieur, peuvent être distingués. Deux autres massifs cellulaires, médian et très postérieur, peuvent dans certains cas, présenter également des signes d'activité sécrétoire.

1. Les groupes antérieurs (Pl. 62, figs a et b ; Pl. 63, figs a, b, c ; Figures 16 et 17) sont situés respectivement en position ventrale ou latérale.

Les cellules ventrales (Pl. 62, figs a et b ; Pl. 63, figs a et b) dont le nombre varie de deux à six, sont médio- ou latéroventrales et localisées un peu en arrière de la racine de nerf I, c'est-à-dire dans la moitié antérieure du ganglion de la chaîne. Les cellules de ce groupe, piriformes ou ovoïdes, ont une taille variable, voisine de 14,5 μ . Leur noyau, petit, sphérique, assez souvent latéral, renferme une chromatine disposée en mottes et un nucléole de taille moyenne. Leur cytoplasme dense se colore uniformément en violet par la fuchsine-paraldéhyde, en bleu noir par l'hématoxyline chromique de Gomori et en rouge par la fuchsine d'Altmann. Ces cellules sont abondamment chargées en produits de sécrétion qui semblent être éliminés par voie axonale.

En effet, la partie de l'axone proche du cône d'émergence est large et fortement colorée. Il n'est cependant pas possible de suivre cet axone sur toute sa longueur ; décrivant une courbe avant de s'enfoncer dans le neuropile, il se situe en effet dans un plan différent de celui du corps cellulaire.

Les cellules latérales (Pl. 63, fig. c) sont moins nombreuses que les cellules ventrales et de répartition moins constante. Il semble qu'elles n'existent que dans quelques ganglions situés dans la moitié antérieure de la chaîne. Elles sont localisées entre les nerfs I et II, sans position précise parmi le massif de neurones ordinaires. Il n'existe souvent qu'une cellule par ganglion, située indifféremment sur la droite ou la gauche du neuropile ; lorsqu'elles sont au nombre de deux, elles occupent une position symétrique. Elles sont ovoïdes et de taille variable (17 μ en moyenne). Leur noyau, pourvu d'un nucléole, a généralement une position centrale. Elles ont les mêmes affinités tinctoriales que les cellules ventrales mais leur cytoplasme est toutefois plus granuleux. L'axone, après avoir décrit une courbe, se dirige vers la face latérale du neuropile. Il convient également de mentionner qu'une ou deux cellules, aux affinités tinctoriales identiques, existent parfois latéralement, entre les nerfs II et III. Ces cellules sont cependant rares et de répartition encore moins constante que les précédentes. Elles sont petites (11,4 μ) et de forme triangulaire. Leur noyau volumineux, rejeté à la périphérie, possède un ou deux nucléoles visibles au milieu d'une chromatine clairsemée. Leur axone pénètre directement dans le neuropile, à l'inverse de celui des cellules précédemment décrites.

2. Le groupe postérieur (Pl. 62, figs a et b ; Pl. 63, figs d et e ; Figures 16 et 17) est formé par deux cellules chromophiles ventrales, symétriques, localisées en arrière du départ du nerf III, dans la moitié postérieure du ganglion, à la limite entre ce dernier et le connectif. Ces cellules aux contours irréguliers, assez souvent rondes ou ovoïdes, sont plus grandes que les neurones ordinaires qui les entourent. Le noyau sphérique est souvent basal et contient un ou deux gros nucléoles et une chromatine répartie en réseau. Le cytoplasme présente des affinités tinctoriales diverses qui semblent dépendre, ainsi que la taille de la cellule, de l'état physiologique de l'individu. Après coloration par la technique de Clark, il peut être soit :

- uniformément coloré en brun clair avec de fines granulations fuchsinophiles réparties dans tout le corps cellulaire. Cet état semble correspondre au stade initial d'activité sécrétoire. La cellule est alors très grande (23 μ).

- coloré en vert clair, avec des granulations violettes plus nombreuses rassemblées à l'un des pôles de la cellule où elles entourent le noyau. Parvenue à ce deuxième stade, la cellule a subi une légère diminution de taille (18,5 μ).

- coloré uniquement en vert clair, plus intense cependant que celui des neurones voisins. A ce troisième stade, la cellule est beaucoup plus petite (15 μ).

Chez les Nereis d'âge moyen, les cellules colorées en brun clair sont les plus fréquentes. Ces cellules, légèrement phloxinophiles, présentent une affinité pour la fuchsine d'Altmann ; elles renferment des granules A.P.S. positifs, le reste du cytoplasme se colorant en vert par le micro-indigo-carmin utilisé en colorant de fond dans la technique de Hotchkiss-McManus. Elles occupent une position constante dans chaque ganglion. L'axone est peu chromophile. Un cheminement axonal du produit de sécrétion n'a pu, jusqu'alors être démontré.

En outre, une cellule piriforme située latéralement au niveau du nerf III peut présenter des signes d'activité sécrétoire. Cette cellule n'a pas une présence constante dans chaque ganglion. Son cytoplasme, fortement colorable en vert, est finement granuleux. L'axone pénètre directement dans le neuropile.

L'étude histologique des différentes cellules sécrétrices de la chaîne nerveuse montre que la partie antérieure et ventrale du ganglion est la plus active. L'étude comparée des différents ganglions d'une même chaîne ne révèle pas de changements notables dans l'activité sécrétoire. Dans chaque ganglion, nous avons observé une répartition constante et une colorabilité semblable des cellules ventrales des groupes antérieur et postérieur.

3. Groupes médian et très postérieur.

Si les groupes antérieur et postérieur de chaque ganglion sont caractérisés par la présence de cellules très chromophiles, d'autres massifs cellulaires peuvent ne pas attirer l'attention. Il sont constitués par des neurones peu chargés en matériel de synthèse et qui ne présentent donc pas d'affinités tinctoriales très importantes pour les colorants classiques. Il convient toutefois de noter l'existence de deux groupes, médian (niveau du nerf II) et très postérieur (niveau du nerf IV) (Pl. 62, figs a et b), dans lesquels certains grands péricaryones présentent une incorporation massive de Leucine ^3H révélatrice d'un important métabolisme (cf. Chapitre VI). Ces mêmes neurones peuvent d'ailleurs, dans certains cas, pendant des processus de régénération ou en culture organotypique, par exemple, devenir fuchsinophiles.

Pour éviter toute confusion avec les types cellulaires I-VI du ganglion sus-oesophagien, nous proposons d'appeler :

- cellules A : tous les neurones très fuchsinophiles des groupes antérieurs,

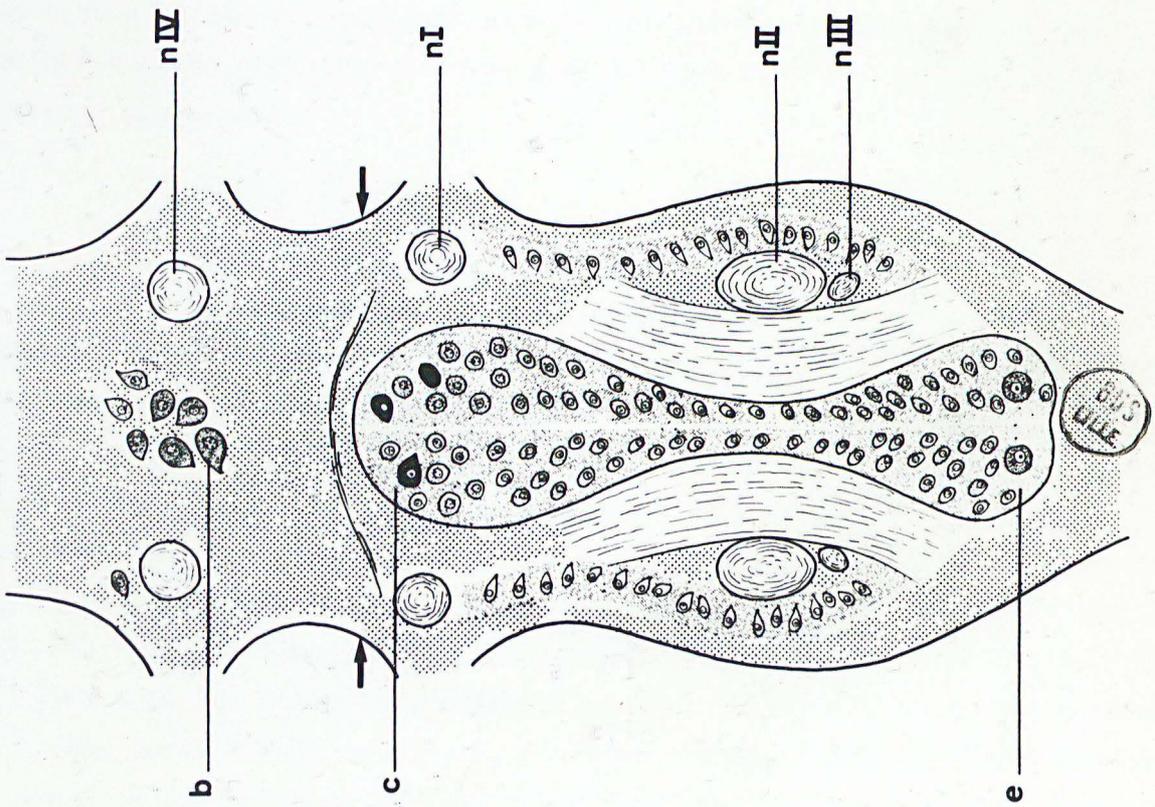
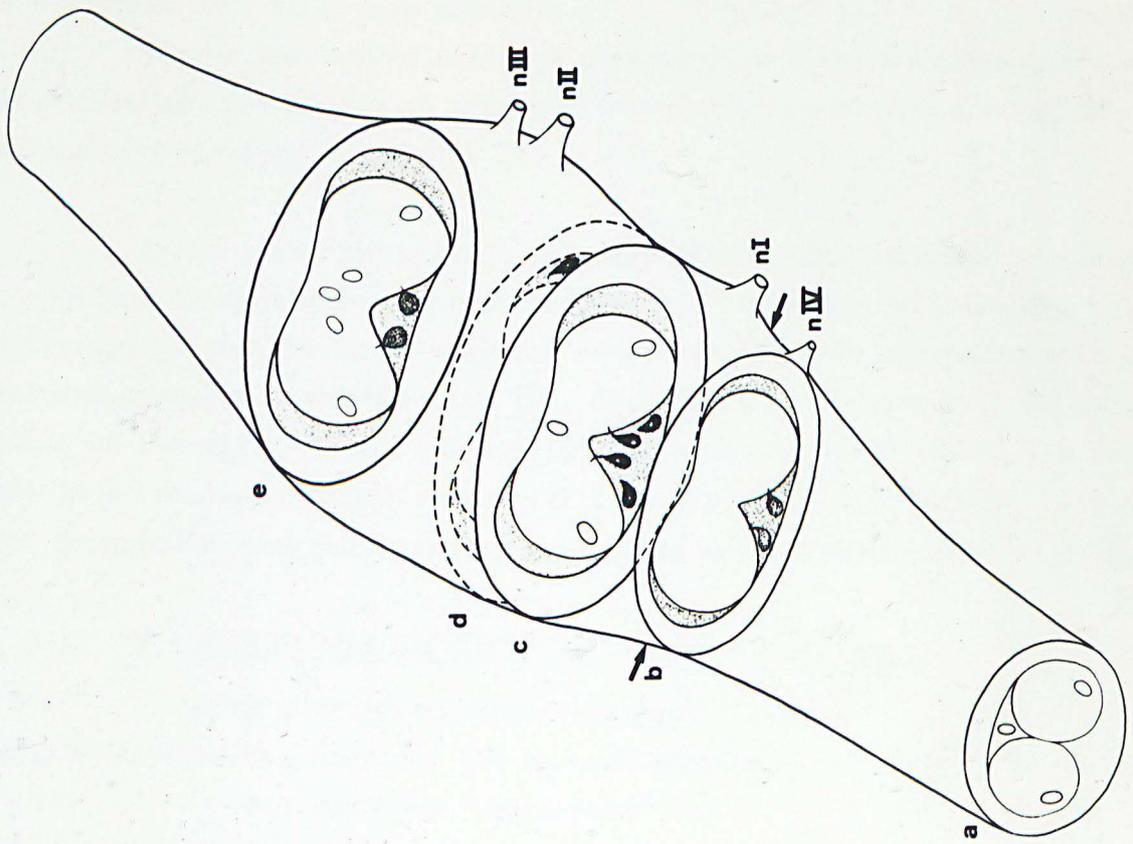
Figures 16 et 17

Figure 16 (schéma de gauche)

- Représentation schématique d'une coupe frontale pratiquée dans la région ventrale de 2 ganglions successifs de la chaîne nerveuse.
Les flèches indiquent la position du dissépinent.
- a-e, niveaux représentés en coupe transversale sur la figure 17.
- N I-IV, nerfs I, II, III et IV.

Figure 17 (schéma de droite)

- Bloc diagramme représentant les régions postérieure et antérieure de 2 ganglions successifs de la chaîne nerveuse ; les flèches indiquent la position du dissépinent.
- a, section au niveau du connectif ;
b, niveau du nerf IV (groupe cellulaire très postérieur : neurones C)
c et d, niveau du nerf IV (groupes cellulaires antérieurs : cellules A)
e, groupe cellulaire postérieur (cellules B).
- N I-IV, nerfs I, II, III et IV.



- cellules B : les deux neurones qui présentent une intense affinité pour le vert lumière dans le groupe postérieur.

Toutes les autres cellules nerveuses, y compris celles qui caractérisent les groupes médian et très postérieur sont considérées comme étant des neurones "ordinaires" (cellules C).

Avant d'aborder l'étude infrastructurale des neurones de la chaîne, il convient de mentionner la présence, au voisinage des cellules des groupes antérieurs et postérieur de cellules de nature présumée névroglie et contenant des granules fuchsinophiles (Pl. 63, fig. b). Certains sont de petite taille et les cellules qui les contiennent sont dispersées entre les neurones, parfois au voisinage immédiat des cellules sécrétrices. D'autres, plus gros, sont groupés en amas polymorphes, irrégulièrement répartis dans le ganglion.

B - MICROSCOPIE ELECTRONIQUE (Pl. 64 et 65)

Nous envisagerons successivement l'étude des péricaryones des neurones des groupes antérieur (A) et postérieur (B) ;
des neurones "ordinaires" (C) ;
de quelques cellules particulières de nature gliale ou encore inconnue ;
des fibres et des terminaisons axonales au niveau du neuropile ;
des nerfs et de certaines terminaisons au niveau de tissus particuliers, les muscles, par exemple.

1) Péricaryones

a - Cellules A

Compte tenu de leur localisation (région médio-ventrale antérieure) et de leur nombre (4, en moyenne) il semble que certaines cellules observées au microscope électronique correspondent aux cellules fortement fuchsinophiles de la microscopie photonique. Ces neurones sont marqués par des invaginations gliales. Le noyau possède peu d'hétérochromatine. Dans le cytoplasme pauvre en organites, les grains élémentaires, d'un diamètre approximatif de 1500 Å ont une membrane peu visible, un contenu homogène et relativement dense (Pl. 64, fig. d). Dans les régions latérales, voisines du nerf II, de rares cellules dont les nombreux grains ont un contenu moyennement dense et homogène (diamètre moyen voisin de 1300 Å, diamètre maximal : 2000 Å) correspondent peut-être à des cellules moyennement fuchsinophiles décrites antérieurement

en microscopie photonique. Dans le cytoplasme, les mitochondries sont rares, l'ergastoplasme est allongé parallèlement à la membrane plasmique ; des granules d'aspect analogue à celui de particules β de glycogène sont disséminés parmi les grains élémentaires (cf. chapitre VI).

b - Cellules B

L'étude comparée de coupes histologiques et semi-fines permet de penser que les cellules qui se caractérisent en microscopie photonique par leur affinité pour le vert lumière ou l'orangé G ont été repérées au microscope électronique (Pl. 65, fig. c). Ces neurones sont de grande taille (supérieure à 16μ) et leur contour est assez régulier. Dans le noyau, l'hétérochromatine est rare ; le nucléole n'a pas été observé. Le cytoplasme contient peu de mitochondries ; l'ergastoplasme est, par contre, relativement développé. Les dictyosomes sont assez communs (5 ont été distingués sur une même figure). Les grains élémentaires ont un contenu d'aspect variable : homogène et opaque aux électrons et moyennement ou peu dense aux électrons. Le diamètre des grains "denses" est voisin de 1300 \AA ; celui des grains "hétérogènes" est souvent plus important. Il semble par ailleurs que ces derniers, très polymorphes, puissent déverser leur contenu dans le cytoplasme. Quelques grands corps très denses (diamètre moyen voisin de $1,5 \mu$) limités par une membrane contiennent des systèmes parallèles de doubles feuilletts.

c - Neurones "ordinaires" (C) :

pauvres en grains élémentaires. A l'inverse de la majorité des neurones "ordinaires" (V) du cerveau, ceux de la chaîne ne possèdent souvent que très peu de grains de "sécrétion" dans leur péricaryone. De taille variable mais néanmoins assez généralement importante, les cellules C sont marquées par des invaginations plus ou moins profondes du trophospongium. Le cytoplasme a souvent un aspect très clair malgré la présence fréquente de granules denses de particules β de glycogène. Les mitochondries sont assez nombreuses ; leur matrice peut être relativement dense et les crêtes longues et étroites dans certains neurones. Ces derniers se caractérisent également par la présence de grains à contenu moyennement opaque aux électrons et d'un diamètre moyen de 900 \AA et maximal, voisin de 1100 \AA (Pl. 64, figs a et c). Dans d'autres péricaryones, les grains élémentaires sont encore plus rares quoique parfois plusieurs corps de Golgi puissent être distingués. Enfin, quelques neurones C de position latérale ou médio-ventrale, au niveau du nerf II en particulier, se singularisent par l'abondance de mitochondries plus sensibles, semble-t-il, à la fixation que celles des autres neurones.

riches en grains élémentaires. Certains grands neurones situés dans la zone médio-ventrale des groupes cellulaires antérieur et postérieur et surtout médian et très postérieur sont marqués par des invaginations discrètes du trophospongium ; ils se caractérisent par la présence de nombreux grains d'aspect variable (contenu homogène et opaque aux électrons ou hétérogène et moyennement dense) (Pl. 64, figs b et c). Dans les péricaryones, le noyau a souvent un énorme nucléole (1,7 μ) (Pl. 65, fig. b). L'aspect du cytoplasme est rendu assez "sombre" par suite de l'abondance des organites, ribosomes et ergastoplasme en particulier. Ce dernier, selon vraisemblablement l'état physiologique des cellules, peut être peu abondant et aplati ou au contraire très développé et relativement dilaté. Les mitochondries de forme souvent allongée, assez nombreuses, réparties surtout en bordure, ont une matrice moyennement dense. Les corps de Golgi sont multiples et les saccules en sont allongés ; onze dictyosomes ont été dénombrés sur une même figure. Les grains élémentaires proximaux ont un contenu homogène et généralement opaque aux électrons ; ils ont, par contre, un aspect variable dans le reste du cytoplasme (Pl. 65, fig. a). Dans certaines cellules C, le diamètre maximal des grains "denses" est voisin de 1300 Å tandis que dans d'autres il peut atteindre 1700 et même 2000 Å ; le volume des grains "clairs" peut être supérieur à celui des grains "denses". Le contenu dense est parfois séparé de la membrane limitante par une zone apparemment vide. Dans certains cas, enfin, un système de membranes doubles provenant peut-être de la destruction de grains à contenu hétérogène entoure une ou plusieurs des particules β de glycogène (Pl. 65, fig. a) ; ce dernier est d'ailleurs très bien représenté à l'état libre dans quelques péricaryones. Dans le cytoplasme, sont encore visibles des corps limités par une membrane, généralement très opaques aux électrons (diamètre maximal inférieur à 1,5 μ) et des lobules dépourvus de membrane, très peu denses aux électrons (diamètre voisin de 1,3 μ).

Une cellule dont tous les grains élémentaires ont un contenu homogène et dense a été observé dans le groupe cellulaire postérieur. L'appareil de Golgi est développé (5 corps visibles sur une même figure). Des invaginations gliales s'enfoncent profondément dans le péricaryone. Un neurone d'aspect analogue existerait également dans le groupe cellulaire antérieur.

d - Remarques sur d'autres cellules de la chaîne nerveuse.

Dans le groupe antérieur médio-ventral, d'assez nombreuses cellules ont un aspect très particulier. Le contenu est très irrégulier. Le cytoplasme est rendu dense par la présence de nombreux granules de taille

semblable à celle des ribosomes. Les mitochondries abondantes sont souvent très vacuolisées. Des lobules sans membrane limitante (diamètre approximatif 1μ) et de nature probablement lipidique peuvent exister en assez grand nombre (6 à 7 visibles sur une même figure). Le noyau a un contour très sinueux. L'aspect général en est très dense ; des masses d'hétérochromatine et le nucléole (diamètre voisin de $0,7 \mu$) ont une répartition essentiellement marginale. Il est possible qu'il existe des formes intermédiaires entre certains neurones C du groupe antérieur et ces cellules.

L'étude systématique des cellules névrogliques n'a pas été réalisée. Il convient néanmoins de signaler la présence, au niveau des groupes antérieur et postérieur en particulier, de cellules très polymorphes dont le cytoplasme comporte de nombreux grains à contenu homogène et dense, limités par une membrane peu visible ; ces derniers, d'un diamètre maximal voisin de 5500 \AA ont une origine golgienne. Des particules α de glycogène sont également abondantes. Le noyau d'apparence foncée présente une hétérochromatine marginale.

2) Fibres et terminaisons axonales au niveau du neuropile

Au voisinage du nerf II, des terminaisons comportent quelques grains élémentaires denses (diamètre maximal voisin de 1100 \AA mais très souvent inférieur à 1000 \AA) avec large marge claire. De nombreuses vésicules non opaques aux électrons ont un diamètre légèrement inférieur à celui des grains denses. Dans certaines terminaisons, des particules β de glycogène sont très abondantes. Des amas de vésicules claires d'un diamètre approximatif de 400 \AA marquent une zone présynaptique ; l'espace synaptique présente une ligne de densification nette, parallèle aux membranes plasmiques. La région postsynaptique a un aspect classique.

D'autres terminaisons possèdent des grains à contenu de densité et d'homogénéité variables (Pl.45, figs b et c). Les grains denses à membrane peu visible ont un diamètre voisin de 1300 \AA . Les particules de glycogène sont assez rares. Des vésicules présynaptiques (diamètre maximal voisin de 500 \AA) forment des amas comme dans l'autre type de terminaisons décrit précédemment. L'espace synaptique présente également une ligne d'apparence sombre ; la densification postsynaptique n'a pas été observée. Des sections de fibres sont également présentes dans le neuropile. Dans certains axones, les grains ressemblent à ceux que l'on peut voir dans le deuxième type de terminaisons que nous avons mentionné mais le diamètre maximal des grains denses peut atteindre 2500 \AA . Quelques fibres renferment des grains polymorphes à contenu moyennement dense et d'un diamètre maximal de 1300 \AA .

3) Nerfs et terminaisons axonales au niveau de la musculature
(Pl. 66 à 69)

Peu de grains élémentaires sont visibles dans les sections des quatre paires de nerfs. Il convient toutefois de noter que des grains moyennement denses, d'un diamètre maximal de 1100 Å ont été observés dans le nerf II en particulier. De rares grains très denses, d'un diamètre maximal de 2000 Å ont été vus dans le nerf IV. Des fibres nerveuses n'ont été trouvées que dans les régions où le muscle est en contact avec le tissu conjonctif. Les terminaisons correspondant au premier type que nous avons décrit dans le neuropile sont bien représentées. Le contact synaptique est réalisé sur le tissu conjonctif et non sur le muscle lui-même (Pl. 68). D'autres sections de fibres axonales peuvent comporter des grains :

- à contenu de densité de d'homogénéité variables (grains denses d'un diamètre voisin de 1300 Å ; grains à contenu moyennement dense avec marge claire, accompagnés de nombreuses vésicules non opaques ; grains très denses avec marge importante et dont le diamètre maximal peut atteindre 1700 à 2200 Å. Dans ces trois cas, aucune formation présynaptique n'a pu être démontrée.

II - DESTINEE DE LA SECRETION (Pl. 62 et 63)

En microscopie photonique, seul le matériel ayant une affinité pour la fuchsine paraldéhyde peut être discerné.

Des traînées fuchsinophiles ou "Gomori-positives" sont visibles dans le neuropile de la chaîne ganglionnaire (Pl. 62, fig. c ; Pl. 63, figs a, c, d). Ces granules cheminent le long des fibres nerveuses. Nous avons tenté de suivre leur trajet en étudiant des coupes frontales sériées.

Au niveau du nerf II, des grains de sécrétion sont observables dans une zone ventrale et relativement médiane du neuropile. Il semble d'ailleurs qu'il y ait à cet endroit un entrecroisement de fibres nerveuses contenant de la sécrétion. Plus dorsalement, quelques granules existent entre les nerfs IV et I. Mais la majorité est localisée à proximité des fibres géantes latérales, entre les nerfs I et II ; certaines figures plaident en faveur d'une pénétration des granules fuchsinophiles dans ces deux nerfs (Pl. 62, fig. c).

Il convient de mentionner que l'accumulation la plus importante de produits fuchsinophiles se situe au-dessus des cellules du groupe antérieur ventral. Il est possible que ces dernières soient, au moins partiellement, à l'origine de ces sécrétions. Il est toutefois impossible, au moyen de coupes frontales et transversales, de suivre le cheminement du produit de sécrétion

le long de la partie proximale de l'axone ; celui-ci, comme il a été précisé précédemment, décrit une courbe avant de pénétrer dans le neuropile.

L'examen au microscope électronique des sections des différents nerfs segmentaires n'a apporté que peu de renseignements supplémentaires. Les racines nerveuses sont en effet toujours très pauvres en grains élémentaires. Ce caractère a déjà été mentionné lors de l'étude du ganglion sus-oesophagien (chapitre II) pour les racines du collier périoesophagien, en particulier.

Aucune aire neurohémale n'a toutefois été observée au voisinage de la chaîne nerveuse et il paraît donc vraisemblable que le matériel fuchsinophile issu des cellules A et de certaines cellules C est acheminé vers les différents organes et tissus par voie nerveuse.

III - EVOLUTION DE L'ACTIVITE SECRETOIRE AU COURS DE LA CROISSANCE

A - LARVES (Pl. 70 et 71)

Des larves de N. pelagica ont été examinées aux microscopes optique et électronique.

1) Microscopie optique (Pl. 70, fig. b)

L'aspect histologique de la chaîne est différent de celui observé chez l'adulte. Les ganglions sont serrés les uns contre les autres ; ce caractère a pour effet de réduire la longueur du connectif. Les départs des nerfs sont peu visibles. Les enveloppes ne sont pas formées et il est souvent impossible de discerner les neurones des éléments névrogliaux. Les parties ventrale et latérales des ganglions sont occupées par des cellules de très petite taille (3 à 4 μ) qui semblent encore indifférenciées. Celles-ci sont nombreuses, tassées les unes contre les autres, et leur cytoplasme est plus ou moins chromophile ; le noyau d'aspect croûteux est par contre bien apparent. Des figures de mitose ont été observées au stade métaphase. Le neuropile est formé de fibres nerveuses, uniformément colorables par le vert lumière. Chez les larves possédant trois à quatre métamères, des formations particulières apparaissent. Au niveau de la commissure sous-oesophagienne se forment des plaques de produits très fuchsinophiles ; certaines se retrouvent au niveau des fibres médianes du neuropile de la chaîne nerveuse ventrale. Ces zones d'accumulation disparaissent corrélativement à l'augmentation du nombre des métamères.

Pour cette étude au microscope optique, ce sont des larves ayant deux, trois ou quatre, six et douze métamères qui ont été utilisées. Chez celles de douze segments, deux péricaryones fuchsinophiles ont été observés dans les régions latérales de la chaîne nerveuse. Il semble donc vraisemblable que la

BUS
LILLE

différenciation des cellules sécrétrices s'opère entre les stades correspondant à une longueur de six à douze métamères ou, tout au moins, que le matériel qu'elles élaborent devient suffisamment abondant pour être visualisé par la fuchsine paraldéhyde.

2) Microscopie électronique (Pl. 71, fig. b)

Comme nous l'avons mentionné lors de l'étude des neurones du ganglion sus-oesophagien, l'étude du système nerveux de la très jeune larve réclame l'essai systématique de différents modes de fixation qui reste à entreprendre. Dès que la larve comporte huit métamères, la fixation classique devient valable. La plupart des cellules encore très peu différenciées ont une morphologie qui rappelle celle des cellules VI des corpora pedunculata du cerveau. Le noyau occupe une très grande partie du volume cellulaire, ne présente pas de nucléole mais de très grosses mottes d'hétérochromatine à répartition essentiellement marginale qui explique^{nt} l'aspect croûteux observé en microscopie optique. Le cytoplasme renferme de nombreux ribosomes libres ou associés sous forme de polysomes

et quelques mitochondries dont les crêtes sont longues et étroites et la matrice relativement dense aux électrons. Les figures de mitose sont assez fréquentes. Parfois, le cytoplasme, un peu plus important, apparemment moins riche en ribosomes libres, possède quelques citernes ergastoplasmiques, un appareil de Golgi et quelques granules élémentaires de sécrétion. Il s'agit assurément d'une différenciation cellulaire dans le sens d'une sécrétion.

Quelques cellules comportant plusieurs corps de Golgi et corrélativement plus chargées en granules, à allure sécrétoire nette, existent dans les régions médiane et latérales de la chaîne. Les granules d'un diamètre moyen de 1000 Å ont un contenu généralement très dense aux électrons à l'exception de la zone périphérique. Ils ont été observés non seulement dans les péricaryones mais encore dans des sections d'axones situés dans le neuropile. Sur l'une d'entre elles, a été observée une terminaison présynaptique typique caractérisée par une accumulation de microvésicules d'un diamètre moyen de 300 Å et appartenant à un autre type axonal fréquent dans la masse fibreuse ; celui-ci contient des vésicules granulaires et agranulaires d'un diamètre approximatif de 750 Å.

Une autre catégorie de cellules contenant des grains d'un diamètre voisin de 2000 Å et à contenu moyennement opaque aux électrons a été très rarement observée et sa nature (nerveuse ou névroglie) n'a pu être définie.

En résumé, l'étude infrastructurale confirme la présence dans la chaîne nerveuse d'une larve de huit métamères de cellules sécrétrices appartenant à plusieurs types cellulaires. Les unes, riches en grains denses (diamètre voisin de 1000 Å) correspondent peut-être aux cellules fuchsinophiles de la microscopie optique. Elles sont à rapprocher des cellules A observées chez un ver possédant des produits génitaux dans le coelome. D'autres cellules possèdent de nombreuses terminaisons présynaptiques au niveau du neuropile ; les grains qu'elles élaborent ont une morphologie analogue à celle des grains visibles dans les nerfs parapodiaux. Ces neurones représentent sans doute les cellules C_a d'une Nereis plus âgée. Aucune relation n'a pu être trouvée entre les cellules contenant des grains ayant un diamètre de 2000 Å et des cellules A, B ou C.

B - JEUNES NEREIS AYANT DE VINGT A SOIXANTE METAMERES

Durant cette période de la vie de la Nereis, la structure définitive de la chaîne s'organise et les trois types principaux (A, B, C) de cellules sécrétrices, caractéristiques du ver plus âgé, se différencient fortement. L'étude de ce stade transitoire n'a été réalisée qu'en microscopie optique. Les départs des différents nerfs peuvent être observés avec plus de précision ; l'enveloppe externe se constitue progressivement. De gros granules polymorphes et des plaques fuchsinophiles sont abondamment disséminés dans le tissu glial. Tandis que peu à peu les neurones se différencient, de nombreuses cellules névrogliques se colorent par la fuchsine paraldéhyde. Le voisinage souvent étroit entre ces deux catégories de cellules entraîne parfois certaines difficultés relatives à l'interprétation des phénomènes sécrétoires au niveau des cellules nerveuses ; l'axone de ces dernières n'étant qu'exceptionnellement visible. Certains neurones (A) se chargent en matériel fuchsinophile, d'autres (B) se colorent plus fortement par le vert lumière. L'apparition des quelques cellules fuchsinophiles dans la région latérale, entre les nerfs I et II, précède quelque peu celle des cellules ventrales. Chez une N. pelagica d'environ quarante segments, les cellules B du groupe postérieur sont représentées d'une façon presque constante. Comme la majorité des neurones "ordinaires", les cellules C sont peu visibles en microscopie optique.

C - NEREIS D'AGE MOYEN

C'est pendant cette période de la vie de l'animal que la chaîne nerveuse atteint sa différenciation définitive. Nous envisagerons successivement le cas de vers ayant un an environ et ne possédant pas de produits génitaux dans le coelome puis celui de vers plus âgés.

1) Animaux âgés d'un an environ (ne possédant pas de produits génitaux dans le coelome)

Si les larves et les très jeunes Nereis possèdent peu de cellules sécrétrices dans la chaîne nerveuse, l'apparition de ces dernières est toutefois antérieure à la présence des produits génitaux dans le coelome. Chez les N. pelagica récoltées début avril, âgées d'un an environ, les cellules sécrétrices sont nombreuses. Les groupes antérieur et postérieur de chaque ganglion possèdent respectivement quatre à cinq cellules très fuchsinophiles et deux grandes cellules vertes.

Dans son ensemble, la chaîne nerveuse manifeste des signes d'activité sécrétoire importants chez les jeunes vers, très peu de temps avant l'apparition des produits génitaux dans le coelome.

2) Animaux de plus d'un an

Les cellules sécrétrices présentes à ce stade ont été décrites au début de ce chapitre. Nous élargirons nos descriptions à différents groupes de Nereis mâles et femelles recueillies de mai à janvier ; le diamètre moyen des ovocytes passe de 30 à 180 μ . Les observations cytologiques ont été réalisées sur plusieurs animaux du même âge, le diamètre ovocyttaire variant de 20 en 20 μ .

a - Cellules A

Chez les N. pelagica femelles, dès l'apparition des produits génitaux dans le coelome jusqu'au stade de 50 à 60 μ de diamètre ovocyttaire et chez les mâles récoltés aux mêmes époques, cinq à six cellules par ganglion manifestent des signes d'activité sécrétoire. A ce stade, le nombre des cellules fuchsinophiles est maximal. Ces cellules semblent très actives ; certaines sont abondamment chargées en produits de sécrétion, d'autres le sont moins : parfois, seul l'un des pôles de la cellule renferme des granulations fuchsinophiles. Au niveau du nerf IV, les neurones ventraux sont de grande taille (19 μ) et présentent dans leur cytoplasme de fins granules fuchsinophiles. Dans le neuropile de la chaîne, des grains de sécrétion peuvent être observés le long de quelques axones. Au delà d'un diamètre ovocyttaire de 70 μ , le nombre des cellules sécrétrices diminue progressivement ; entre 150 et 180 μ , trois cellules en moyenne dans le groupe antérieur présentent encore une certaine affinité pour la fuchsine paraldéhyde. L'abondance des granulations et par conséquent la chromophilie du cytoplasme semblent varier parallèlement au nombre des cellules.

b - Cellules B

Pour des Nereis d'un diamètre ovocytaire de 50 à 60 μ , les deux cellules sécrétrices du groupe postérieur sont de très grande taille et colorées très intensivement par le vert lumière. Corrélativement à la diminution du nombre et de l'intensité de coloration des cellules du groupe antérieur, celles du groupe postérieur prennent moins fortement le vert lumière, subissent une réduction de leur volume cytoplasmique mais leur nombre reste cependant constant.

D - ANIMAUX SUB-ÉPITOQUES ET ÉPITOQUES

Les N. pelagica mâles et femelles deviennent matures en février-mars. Les transformations morphologiques, inhérentes à l'épitoque, intéressent les régions médiane et postérieure du corps. Chez les individus adultes, les ovocytes ont un diamètre moyen de 220 à 240 μ . Lors de la maturation, des modifications surviennent dans les cellules sécrétrices de la chaîne nerveuse.

a - Cellules A

Chez les Nereis sub-épitoques, les cellules du groupe antérieur perdent progressivement toute affinité pour la fuchsine paraldéhyde. Corrélativement, le nombre des cellules fuchsinophiles décroît : chez le ver épitoque, elles ne sont plus qu'au nombre de une ou deux. Leur cytoplasme finement granuleux et faiblement fuchsinophile a subi une diminution de volume. Aucune trace fuchsinophile n'est alors visible au niveau du neuropile.

b - Cellules B

Les cellules "sécrétrices" du groupe postérieur ont également subi une diminution de taille. Ces cellules, colorées en brun-vert ou vert foncé par la technique de CLARK chez l'animal âgé d'un peu plus d'un an, sont maintenant uniformément colorées en vert très clair. Elles sont parvenues à la troisième phase de leur cycle précédemment décrit.

Il convient de noter que ces modifications observées chez des Heteronereis naturelles, semblent survenir également chez des vers ayant subi une épitoque expérimentale, par décérébration.

IV - DISCUSSION

Les types cellulaires qui viennent d'être décrits chez N. pelagica semblent avoir une répartition constante chez les Nereidae. Lors d'un examen comparé de la chaîne de diverses Nereis, WAREMBOURG (1968) a montré que les différents cellules nerveuses et névrogliales décrites chez N. pelagica sont toujours présentes.

Parmi les originalités propres à quelques espèces, cet auteur signale la présence d'un nerf surnuméraire (N. irrorata, N. virens, P. cultrifera) et surtout de neurones géants (N. irrorata, N. virens) dont la signification est encore inconnue.

Les affinités tinctoriales des cellules sécrétrices de la chaîne nerveuse de N. pelagica rappellent également celles de neurones du cerveau du même ver. La comparaison entre toutes ces cellules apparaît donc intéressante pour la recherche d'homologies éventuelles. Nous envisagerons successivement les différents types cellulaires, les cycles sécrétoires et la destinée de la sécrétion.

A - LES TYPES CELLULAIRES

1) Microscopie optique

L'examen, au microscope photonique, de la chaîne nerveuse de N. pelagica permet de conclure qu'il existe, chez un animal d'âge moyen, trois catégories principales de cellules que nous avons proposé d'appeler A, B et C et qui rappellent par certains caractères les cellules I, II, III et V du cerveau.

Les neurones A et B ressemblent à des cellules neurosécrétrices et se caractérisent par leur forte chromophilie.

Les cellules A, fortement fuchsinophiles, sont à rapprocher des cellules I du cerveau. Il convient néanmoins de noter que certaines cellules I sont bipolaires et probablement en relation directe avec des nerfs sensitifs ; toutes les cellules de la chaîne semblent, par contre, être unipolaires.

Les cellules B présentent une évolution dans leurs affinités tinctoriales. Après traitement par la technique de CLARK, elles sont uniformément colorées en brun clair chez le jeune Nereis, en vert, chez l'animal proche de la maturité sexuelle et possèdent par conséquent des caractéristiques intermédiaires entre celles des cellules II et III du cerveau. Rappelons que les cellules II ont une grande affinité pour le vert lumière tandis que les cellules III, uniquement localisées dans le noyau ganglionnaire 18 (noyau nucal), se colorent

en brun-orangé chez les vers jeunes et en brun-vert chez les Heteronereis. La morphologie et le cycle sécrétoire des cellules B les rapprochent néanmoins davantage des cellules II.

Les cellules C, faiblement fuchsinophiles, sont comparables aux cellules V du cerveau.

2) Microscopie électronique

L'étude préliminaire de la chaîne nerveuse réalisée au microscope électronique, nous a permis de montrer que certains neurones situés essentiellement dans la région médio-ventrale renferment des grains élémentaires. Leur nombre par rapport à l'ensemble des neurones d'un "ganglion" est relativement faible comparé à celui des cellules riches en grains élémentaires du ganglion sus-oesophagien.

Il semble que les cellules A et B, très chromophiles en microscopie photonique, aient été retrouvées. Elles renfermeraient respectivement des grains à contenu homogène et moyennement opaque aux électrons (diamètre approximatif : 1500 Å) ou d'homogénéité et de densité variables (diamètre voisin de 1300 Å). La proximité d'un vaisseau et du nerf II d'une part, du grand vaisseau ventral et de la région dorsale de la chaîne d'autre part, est particulièrement frappante en microscopie électronique. ^(Pl. 65, fig. d) Toutefois, la recherche systématique d'aires neurohémales éventuelles dans le corps de l'animal n'a pas encore été abordée. Aucune terminaison axonale n'a, jusqu'à présent, été observée dans le voisinage immédiat de l'appareil circulatoire. Rien, actuellement, ne permet donc de conclure à la nature neurosécrétoire (selon la terminologie de KNOWLES et BERN, 1966) des cellules A et B. Les cellules A sont vraisemblablement différentes des cellules I qui caractérisent le noyau ganglionnaire 20 ; ces dernières possèdent des terminaisons axonales au niveau du complexe cérébrovasculaire et leur grains élémentaires de sécrétion sont relativement peu denses aux électrons. Elles peuvent, par contre, être rapprochées de certaines cellules fuchsinophiles situées dans d'autres régions du cerveau (I_c).

Les cellules B ont une infrastructure totalement différente de celle des cellules II et III. L'homologie que certains critères pouvaient laisser présumer, en microscopie optique, ne peut donc être retenue.

La microscopie électronique révèle l'activité sécrétoire de certains neurones "ordinaires" (C). Ceux-ci, situés essentiellement dans la région médio-ventrale de la chaîne, sont aussi bien représentés dans les groupes cellulaires antérieur, médian, postérieur que dans le groupe très postérieur localisé immédiatement avant le dissépiement. Ils se caractérisent souvent par une abondance

en corps de Golgi. D'autres examens seraient nécessaires pour dénombrer les catégories cellulaires auxquelles appartiennent ces neurones. Dans certains cas, des différences morphologiques observées au niveau des corps cellulaires correspondent probablement à des stades physiologiques différents d'une même cellule plutôt qu'à plusieurs types cellulaires. Quelques péricaryones renferment des grains à contenu homogène et de diamètre relativement élevé. L'examen des terminaisons axonales au niveau du neuropile et de la musculature met en valeur deux catégories de neurones C. Les uns comportent des grains élémentaires relativement peu nombreux, d'un diamètre généralement inférieur à 1000 Å, et possèdent probablement des terminaisons présynaptiques typiques aussi bien dans le neuropile qu'au voisinage immédiat des muscles. Les caractéristiques morphologiques de ces neurones ressemblent à celles décrites précédemment pour les cellules Va du ganglion sus-oesophagien. Par analogie et quoique l'on ne puisse actuellement conclure à un même rôle physiologique, nous proposons d'appeler ces neurones de la chaîne : C_a (Pl. 64, figs a et c).

B - CYCLES SECRETOIRES

L'étude de l'activité sécrétoire des neurones de la chaîne nerveuse de Nereis de sexe et d'âge différents permet certaines constatations que nous avons déjà énoncées pour le ganglion sus-oesophagien.

Il n'existe pas de différences sexuelles ni de variations saisonnières sensibles ;

les cellules sécrétrices présentent, par contre, une évolution concomitante de la vie de l'animal ; leur activité est généralement maximale chez un ver d'âge moyen ;

les cellules fuchsinophiles (A et C (en partie) pour la chaîne) se différencient probablement les premières chez le très jeune ver mais tous les neurones sécréteurs sont déjà actifs chez la Nereis, indifférenciée sexuellement, de quarante métamères.

C - DESTINEE DE LA SECRETION

Le seul contact chaîne nerveuse et réseau vasculaire a été observé à la surface de la région dorsale des ganglions, entre des éléments névrogliaux et le grand vaisseau ventral (Pl. 65, fig. d) ; aucune terminaison neurosécrétoire n'a été repérée à ce niveau. Il paraît donc improbable qu'il existe, au voisinage immédiat de la chaîne nerveuse, une aire neurohémale selon la terminologie généralement utilisée.

1) Matériel fuchsinophile (cellules A et C (en partie))

La microscopie optique a permis de repérer des péricaryones très fuchsinophiles (cellules A) ; les axones décrivant une courbe dès le cône d'émergence, leur partie proximale n'est malheureusement visible que sur une très petite distance. Il est donc impossible, actuellement de conclure sur la voie empruntée par le matériel sécrétoire.

Des auteurs (AROS et VIGH, 1962) ont émis l'hypothèse que certaines cellules pourraient, chez les Lumbricidae, fonctionner comme une glande holocrine; la substance élaborée serait donc éliminée par un phénomène de lyse cellulaire.

Des granulations fuchsinophiles ont effectivement été observées à l'extérieur du neuropile, au voisinage des cellules des groupes antérieur et postérieur. Les gros amas polymorphes ressemblent à ceux qui existent dans le cerveau de ces Nereis et qui sont d'autant plus grands et plus nombreux que l'animal est plus âgé ; leur étude infrastructurale a révélé la présence de lipofuchsines.

Les cellules à granulations plus fines, souvent localisées parmi les neurones (A en particulier) ont été également retrouvées dans le cerveau. Elles sont peut-être homologues de celles qu'ont décrites TEICHMANN et al. (1965) dans la chaîne nerveuse de Lumbricus terrestris L. et Eisenia foetida (Sav.) mais il est peu probable qu'il y ait élimination de la sécrétion des cellules A à ce niveau. L'observation au microscope électronique révèle en effet la nature gliale de ces cellules et il paraît établi que les granulations fuchsinophiles correspondent à des grains de sécrétion de grande taille et d'origine golgienne.

Chez N. pelagica, les traînées fuchsinophiles ou "Gomori-positives" observables dans le neuropile plaident en faveur d'un cheminement par voie axonale des produits élaborés par les cellules fuchsinophiles.

L'origine exacte (cellules A ou C (en partie)) et surtout la destinée des substances n'ont toutefois pu être déterminées avec certitude.

Aucun matériel fuchsinophile n'a été observé dans les connectifs dont l'examen au microscope électronique révèle la pauvreté en grains élémentaires de sécrétion. Ces constatations ne permettent néanmoins pas de nier le passage de matériel sécrétoire d'un ganglion à l'autre. Nous avons déjà mentionné que bien peu de grains de sécrétion sont visibles dans les nerfs et, d'une façon générale, dans la partie moyenne des fibres nerveuses.

Le matériel fuchsinophile que nous avons pu observer dans le neuro-pile s'accumule au niveau de chaque ganglion, dans une zone comprise entre les nerfs I et II. Il semble qu'il emprunte, au moins partiellement, ces deux nerfs pour quitter la chaîne nerveuse. Nous avons constaté que le nerf II, au cours de son trajet, d'abord sous l'épiderme du corps de l'animal, puis au niveau du parapode, non loin de la néphridie, est souvent très proche des vaisseaux sanguins. Cette proximité immédiate permet d'émettre l'hypothèse qu'il existe peut-être à cet endroit un espace neurohémal.

La nature neurosécrétoire sensu stricto des cellules A reste néanmoins très problématique. Rappelons à ce sujet que les seules cellules I du cerveau dont la morphologie semble analogue à celle des cellules A ne possèdent pas de terminaisons axonales au niveau du complexe cérébrovasculaire.

2) Matériel non fuchsinophile (Cellules B et C (en partie))

Celui-ci n'est pas observable en microscopie photonique. Si les cellules B décrites en microscopie optique ont été effectivement repérées en microscopie électronique, ces cellules ont une morphologie assez analogue à celle de neurones C_b. Nous avons décrit précédemment des terminaisons présynaptiques typiques au niveau du neuropile. D'autres sections d'axones comportant des grains élémentaires analogues ont été observées au niveau de la musculature, en particulier. Il est donc possible de penser qu'une partie du matériel non fuchsinophile est acheminé par voie nerveuse vers les organes cibles.

V - CONCLUSION

L'étude morphologique comparée des principaux neurones du système nerveux central des Nereis permet de conclure qu'il existe, dans la chaîne nerveuse, deux grandes catégories de neurones :

sans fonction sécrétoire apparente. Certains neurones "ordinaires" C, pauvres en grains élémentaires mais généralement riches en glycogène ;

à fonction sécrétoire importante. Autres neurones C : si les terminaisons axonales observées correspondent effectivement aux neurones "ordinaires" C_a et C_b, leur caractère présynaptique typique permettrait de penser que ces neurones élaborent des neurotransmetteurs chimiques autres que l'acétylcholine ; ils sont à rapprocher des cellules V_a et V_b du cerveau ;

Cellules A : leur fonction neurosécrétoire sensu stricto n'est pas établie. Elles ne sont sans doute pas homologues des cellules I du noyau 20 du cerveau mais présentent des caractères infrastructuraux analogues à ceux de certaines cellules fuchsinophiles (I_c) localisées dans d'autres régions du ganglion sus-oesophagien ;

Cellules B : différentes des cellules II et III ; leur infrastructu-
re semble voisine de celle de certains neurones C_b .

Les résultats relatifs à la recherche des principales propriétés cytochimiques des neurones localisés dans le système nerveux central des Nereidae seront exposés dans la seconde partie de ce travail. Ils permettront de poursuivre la comparaison entre les types cellulaires (I-VI) et (A-C) observés respectivement dans le ganglion sus-oesophagien et dans la chaîne nerveuse.

DEUXIEME PARTIE :

NATURE CHIMIQUE DU MATERIEL SECRETOIRE.

L'étude cytochimique du matériel élaboré par les neurones situés dans le système nerveux central des Nereidae sera d'abord réalisée à l'aide de techniques dites "générales".

Nous envisagerons ensuite les résultats relatifs à la recherche des monoamines biogènes par la méthode de fluorescence selon FALCK et al. (1962).

CHAPITRE VI

TECHNIQUES CYTOCHIMIQUES GENERALES

L'étude morphologique réalisée antérieurement aux microscopes photonique et électronique a permis de distinguer six types cellulaires (cellules I-VI) dans le ganglion sus-oesophagien (cf. Chapitre II et DHAINAUT-COURTOIS, 1966 c, 1967, 1968 b) et trois types cellulaires (cellules A, B, C) dans la chaîne nerveuse des Nereidae (cf. Chapitre V et DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1967, 1969 b ; WAREMBOURG, 1968). La distinction est basée essentiellement sur les différences d'affinité tinctoriale observées au niveau des péricaryones après traitement par diverses techniques utilisées pour l'étude de la neurosécrétion (celle de HALMI, 1952, variante de CLARK, 1955, en particulier).

Il nous a paru intéressant d'entreprendre la recherche systématique des propriétés histochimiques des différents neurones pour tenter d'obtenir quelques précisions sur la nature des produits de sécrétion et faciliter la comparaison entre les cellules du ganglion sus-oesophagien et celles de la chaîne nerveuse.

L'étude a été réalisée sur des vers d'âge moyen (Nereis pelagica L. et, occasionnellement, Nereis diversicolor O.F. Müller).

La recherche des divers constituants possibles a été réalisée à l'aide de techniques très générales (LISON, 1960). La technique de THIERY (1967) a été utilisée pour la caractérisation du glycogène en microscopie électronique. Nous envisagerons successivement les résultats relatifs aux substances protidiques, glucidiques et lipidiques. Les cellules VI, caryochromes, ne seront étudiées qu'exceptionnellement.

I - PROTIDES (Tableaux VII et IX)

Ceux-ci ont été généralement recherchés sur pièces fixées au formol 10 % ou au formol salé. Les réactions que nous avons utilisées sont dues aux radicaux actifs de groupes terminaux ou latéraux.

A. REACTION A LA "NINHYDRINE-SCHIFF" (YASUMA et ICHIKAWA, 1953)

Ganglion cérébral. Avec ce procédé, les cellules I et III sont difficilement repérables ; il semble néanmoins qu'elles présentent une réaction moyennement positive. Les cellules II sont certainement celles dont les péricaryones se colorent le plus intensément. Après fixation au formol, la morphologie des cellules IV est différente de celle que l'on observe après fixation par le liquide de Bouin-Hollande dépourvu d'acide acétique,

par exemple. La "sécrétion" semble mal conservée ; ce qui en reste prend une teinte rouge-orangé, assez voisine de celle qui caractérise certaines cellules névrogliques.

Les neurones V sont généralement très pâles tandis que les noyaux des cellules VI sont rouge vif. La méthode de contrôle (désamination par l'acide nitreux (48 heures à 4° C) suivie de la réaction ninhydrine-Schiff) donne une réaction négative au niveau de toutes les cellules ; les noyaux des cellules VI sont encore faiblement colorés.

Chaîne nerveuse. Les cellules A et B présentent une réaction positive. Les péricaryones des cellules A renferment des granulations d'un rouge intense tandis que ceux des cellules B sont uniformément colorés en rouge orangé. Les neurones C et les cellules névrogliques sont généralement très pâles. La méthode de contrôle donne une réaction négative au niveau de toutes les cellules.

B. TECHNIQUE DE LISON ET PINHEIRO.

(inédit), variante du procédé de GLENNER et LILLIE (1957), et réaction au xanthidrol (LILLIE, 1956, 1957).

Ganglion cérébral. Les colorations obtenues sont très faibles. Toutefois, lors de l'utilisation de la technique de Lison et Pinheiro, une forte augmentation du temps de passage dans le mélange contenant la paradiméthylamino-benzaldéhyde (2 heures au lieu de 20 minutes) donne une réaction beaucoup plus intense mais toujours localisée dans les mêmes cellules ; la spécificité n'est donc vraisemblablement pas supprimée. Les neurones "ordinaires" restent incolores, les cellules I réagissent faiblement, les cellules III et II en particulier sont, par contre, assez vivement colorées. Les cellules IV n'ont pas été retrouvées.

Chaîne nerveuse. L'augmentation du temps de passage dans le mélange contenant la paradiméthylamino-benzaldéhyde ne modifie pas les résultats qui demeurent négatifs sur les différents éléments de la chaîne nerveuse.

C. REACTION DE CHEVREMONT ET FREDEPIC (1943).

Les coupes de matériel fixé par le formol salé ou le Bouin-Hollande dépourvu d'acide acétique ont été traitées cinq minutes par le ferricyanure ferrique et sept minutes par l'azocarmin G.

Ganglion cérébral. Les cellules I, bipolaires, du noyau 7 et de la région dorsale du noyau 20, se colorent en bleu verdâtre ; les cellules I de la région ventrale de ce dernier noyau, plus difficilement repérables, réagissent vraisemblablement de façon analogue. Les cellules II présentent surtout une affinité pour l'azocarmin mais quelques traces bleues sont visibles dans le voisinage du noyau. Les cellules III n'ont pas été repérées. La "sécrétion" des cellules IV, mal conservée par une fixation au formol, donne une réaction absolument négative. C'est parmi les cellules qui semblent correspondre à des neurones "ordinaires" (V) que s'observent le plus de réactions positives. La plupart des grands neurones (ceux des noyaux médio-dorsaux 8, 9, 10, 11, 12, en particulier) se colorent par l'azocarmin et légèrement par le ferricyanure. Les neurones bipolaires des noyaux 7 et 18 donnent une réaction analogue à celle des cellules I bipolaires. Une à deux cellules du noyau ventral 14 et du noyau 17 (?), décrites précédemment (cf. Chapitre II et DHAINAUT-COURTOIS, 1968 b) comme prenant une teinte d'un violet bleuté à la fuchsine paraldéhyde, de même qu'un grand neurone du noyau 22 dont un aspect ultrastructural a été donné (cf. Chapitre II et DHAINAUT-COURTOIS, 1968 b), réagissent très fortement et apparaissent colorés intensément en bleu. Faute d'acide iodoacétique et de chloropicrine, nous avons réalisé le blocage des groupes -SH à l'aide d'une solution aqueuse saturée de chlorure mercurique utilisée à 25°C, pendant une heure. Après ce traitement, les cellules I, II et III ne semblent plus réagir positivement. Les neurones "ordinaires" V (ceux déjà mentionnés dans les noyaux 14 et 17 (?) en particulier) présentent encore la coloration bleu de Prusse.

Chaîne nerveuse. Les cellules de la chaîne présentent surtout une affinité pour l'azocarmin. Seule, l'enveloppe externe renferme de gros granules bleus, groupés en amas très irrégulièrement répartis dans le tissu glial réticulé.

D. TECHNIQUE DE HILLARP ET HÖKFELT (1955).

En vue d'une éventuelle mise en évidence de l'adrénaline, de petites pièces ont été fixées 48 heures, dans un mélange de solutions aqueuses à 5 % de bichromate de potassium (100 ml) et de chromate de potassium (10 ml); la solution de bichromate a été remplacée par une solution d'iodate à 10 % pour la recherche de la noradrénaline. Ce procédé, essayé avec succès sur des coupes de médullo-surrénale de Rat, utilisées comme témoins, n'a donné aucun résultat positif au niveau du système nerveux central des Nereis.

E. FLUORESCENCE

Les résultats obtenus avec la méthode de Falck et al. (1962) seront exposés dans le chapitre suivant. Il convient toutefois de mentionner dès maintenant que certains neurones "ordinaires" du système nerveux central présentent avec cette technique une fluorescence jaune, caractéristique vraisemblablement d'une indole-amine.

F. AUTORADIOGRAPHIE

L'emploi de Leucine ^3H permet d'envisager le métabolisme de protéines au niveau des péricaryones.

Ganglion cérébral. Contrairement à la plupart des réactions histo-chimiques décrites, souvent plus positives au niveau des cellules I, II, III, IV, le marquage obtenu par le procédé autoradiographique est plus intense au niveau de nombreux neurones "ordinaires" (V) localisés essentiellement dans les noyaux médio-dorsaux (8, 9, 10, 11, 12) et les noyaux 14, 17, 22 et 26. Ce résultat est comparable à celui obtenu par la technique de Chèvremont et Frédéric. Les cellules I, difficilement repérables, présentent vraisemblablement une légère réaction positive ; le péricaryone des cellules II, à l'exception du cône d'émergence de l'axone faiblement marqué, offre un caractère négatif. Les cellules III n'ont pas été retrouvées ; le marquage au niveau de la "sécrétion" des cellules IV est douteux.

Chaîne nerveuse. Comme dans le cerveau, le marquage obtenu par le procédé autoradiographique est plus intense au niveau de nombreux neurones "ordinaires" (C), des gros neurones situés ventralement au niveau du nerf IV en particulier. Les cellules A, difficilement repérables, manifestent peut-être une légère réaction positive ; le péricaryone des cellules B ne présente aucun marquage.

G. ENZYMOLOGIE.

La méthode de GLENNER et BROWN (1957) modifiée selon MAZSUI et KOBAYASHI (1965) a été employée pour rechercher la monoamine-oxydase. Des coupes de tissu frais sont réalisées au cryostat. Des lames sont incubées pendant des temps variant de 50 minutes à 20 heures. Cette réaction qui donne de bons résultats sur des coupes d'hypothalamus de Cobaye ne produit aucune coloration au niveau du système nerveux central des Nereis.

TABLEAU VII

PROPRIETES HISTOCHIMIQUES DES CELLULES I-V ET A, B, C : PROTIDES

Réactions	Types cellulaires								
	Cerveau					Chafne			
	I	II	III	IV "Sécré- tion"	V	A	B	C	
Groupe aminé Ninhydrine-Schiff (YASUMA et ICHIKAWA, 1953)	+	++	+	+	±	+	+	- à ±	
Désamination et Ninhydrine-Schiff	-	-	-	-	-	-	-	-	
Radical Indol: Xanthhydrol (LILLIE, 1956, 1957)	± ?	+	?	-	-	-	-	-	
Tryptophane ? (LISON et PINHEIRO, 1960)	±	++	+	-	-	-	-	-	
Fonction réductrice (CHEVREMONT et FREDERIC, 1943)	± à +	±	?	-	± à ++	?	?	- à ±	
Blocage des groupes -SH et CHEVREMONT et FREDERIC	-	-	-	-	±	?	?	?	
Adrénaline et Nor-adrénaline (HILLARP et HÖKFELT, 1955)	-	-	-	-	-	-	-	-	
Monoamines biogènes Fluorescence (FALCK et al., 1962)	?	-	-	-	- à ++	?	?	- à ++	
Leucine 3H, Autoradiographie	±	- à ±	?	- ?	- à ++	+	-	+ à -	
Monoamine-oxydase (GLENNER et BROWN, 1957)	-	-	-	-	-	-	-	-	

Affinités tinctoriales : - : nulles ; ±, +, ++ : faibles, moyennes, fortes ; ? : réaction douteuse (cellules difficilement repérables).

TABLEAU VIII

PROPRIETES HISTOCHIMIQUES DES CELLULES I-V ET A, B, C : GLUCIDES ET LIPIDES

Réactions	Types cellulaires								
	Cerveau					Chafne			
	I	II	III	IV	V	A	B	C	
! A.P.S. ! (HOTCHKISS-McMANUS, ! 1948)	! ± ! Col. ! bleu ! violacé	! + ! Col. ! rose ! violacé	! ++ ! Col. ! rouge ! orangé	! - ! Cyto- ! plasm ! rose ! pâle	! ±	! +	! ±	! ± à +	
G ! A.P.S. L ! avec prétraitement U ! par l'amylase salivaire	! ±	! ±	! ±	! -	! -	! ±	! ±	! - à ±	
C ! Schiff I ! selon BAUER (1933) D ! (fixation dans le E ! liquide de Bensley)	! -	! -	! -	! -	! +	! ±	! ±	! + ! (dans le ! liquide ! de ! Bouin (id) (id) ! en ! solution ! aqueuse)	
S ! Schiff selon BAUER ! avec prétraitement ! par l'amylase sali- ! vaire (fixation dans ! le liquide de Bensley)	! -	! -	! -	! -	! -				
! Thiéry (1967)	! ±	! ±	! ±	! ?	! +	! ±	! ±	! +	
L ! Fuchsine d'Altmann I ! (différenciation P ! selon VOLKONSKY, D ! 1927)	! + ! Col. ! viola- ! cée	! ++ ! Col. ! rouge ! violacé	! ++ ! Col. ! p:rouge ! orangé	! ++ ! Col. ! violacée ! ce : bleuté	! ±	! ++	! ++	! ±	
E ! Noir Soudan B S ! sur coupes à ! congélation	! + ?	! + à ++	! +	! ?	! ±	! ±	! +	! ±	

ce : cône d'émergence de l'axone ; Col. : coloration ; p : péricaryone. Affinités tinctoriales: même légende que pour le Tableau VII.

II - GLUCIDES (Tableaux VIII et IX)

A. LA REACTION DE HOTCHKISS-MAC MANUS

(APS) a été utilisée sur pièces fixées, à la température ordinaire, par le liquide de Bouin-Hollande dépourvu d'acide acétique (fixateur que nous utilisons par ailleurs pour l'étude de la neurosécrétion) ou encore à température basse (4°C environ), par le mélange de Bensley (solution d'alcool absolu saturée d'acide picrique contenant 10 % de formol).

Ganglion cérébral. Après fixation par le mélange de Bouin-Hollande, les cellules I montrent une légère positivité mais se colorent également en bleu par le microindigocarmin utilisé en colorant de fond. Les cellules II se colorent plus fortement par le Schiff mais se teintent aussi en vert. Les cellules III présentent une forte coloration rouge orangé. Les lobules représentant la "sécrétion" des cellules IV ne semblent pas réagir positivement à l'APS mais se colorent en vert jaunâtre ; le péricaryone de ces cellules est, par contre, légèrement rosé.

Les neurones "ordinaires" sont généralement très peu colorés. Si la technique de l'APS est précédée d'un traitement par l'amylase salivaire (1/2 à 1 heure à 37°C), les cellules I, II, III sont encore colorées.

Après fixation par le liquide de Bensley (l'observation a été faite chez N. diversicolor), les cellules I, II et III ne présentent plus qu'une très légère positivité à l'APS ; il convient de signaler ici que ce mode de fixation conserve très mal les produits de neurosécrétion. Par contre, le péricaryone de beaucoup de neurones "ordinaires" (la région située près du cône d'émergence de l'axone en particulier) se colore fortement par le réactif du "Schiff selon Bauer"; avec prétraitement par l'amylase salivaire, la réaction à l'APS est généralement négative.

Chaîne nerveuse. Les cellules A se colorent assez fortement par le réactif de Schiff. Les cellules B montrent une légère positivité mais se teintent aussi, assez fortement, par le microindigocarmin. Les neurones C se colorent moyennement en rouge. Par contre, les cellules névrogliales présentent une forte positivité ; elles contiennent de nombreuses granulations A.P.S. positives. Entre les mailles du tissu glial de l'enveloppe externe, de gros granules groupés en amas irrégulièrement répartis et de formes variées, prennent une forte coloration rouge orangé.

Si la technique à l'APS est précédée d'un traitement par l'amylase salivaire (1/2 à 1 heure à 37°C) les cellules A et B sont moyennement colorées par le réactif de Schiff. Les cellules C ne présentent plus qu'une très légère positivité à l'APS. Les masses granuleuses de l'enveloppe réagissent toujours positivement.

B. REACTION DE THIERY (1967).

Les résultats obtenus avec cette technique adaptée à la microscopie électronique semble^{nt} indiquer d'une manière irréfutable que les corpuscules observés dans la plupart des cellules du système nerveux central, des neurones "ordinaires" et des éléments névrogliques en particulier, représentent des particules α et β de glycogène.

III - LIPIDES (Tableaux VIII et IX)

LES TECHNIQUES MITOCHONDRIALES

(fuchsine d'Altmann avec différenciation selon Volkonsky, par exemple) auxquelles nous ne pouvons évidemment accorder qu'une valeur empirique et très relative, colorent assez fortement les cellules appartenant aux quatre premiers types cellulaires du cerveau et les neurones A et B de la chaîne.

Ganglion cérébral. Les cellules I, II et III prennent respectivement une coloration violacée, rouge violacé, rouge orangé, non imputable à la seule présence des mitochondries. La "sécrétion" des cellules IV, particulièrement bien conservée après une fixation au Helly suivie d'une post-chromisation, est violet foncé ; avec l'hématoxyline de Regaud, celle-ci apparaît en noir intense. Sur matériel fixé au formol, coupé à congélation et coloré par le noir Soudan B en solution alcoolique, les cellules I, difficilement repérables, ont vraisemblablement une réaction légèrement positive. Les cellules II et III sont gris-noir. La "sécrétion" des cellules IV est probablement mal conservée. Les neurones V ne sont que très légèrement colorés.

Chaîne nerveuse. Méthode de Volkonsky. Les cellules A et B prennent respectivement une coloration rouge violacé, rouge orangé. Les cellules C et les cellules névrogliques sont roses. Sur matériel fixé au formol, coupé à congélation et coloré par le noir soudan B, les cellules A et B présentent une réaction faiblement positive. Les cellules C ne sont que légèrement colorées en gris noir. Dans l'enveloppe externe, de gros amas prennent une forte coloration noire.

IV - DISCUSSION

Les différentes techniques cytochimiques que nous avons employées provoquent des réactions souvent plus affirmées au niveau des cellules I, II, III, IV du ganglion cérébral et A et B de la chaîne que dans les neurones "ordinaires" V et C.

La méthode à la "ninhydrine-Schiff" utilisée pour la mise en évidence de protéines éventuelles donne un résultat positif au niveau des cellules I, II, III, V, A et B dont l'aspect infrastructural du péricaryone plaide aussi en faveur de la nature protéinique, au moins partielle, des grains de sécrétion. La possibilité d'une interférence avec certains lipides dans lesquels le radical NH_2 se trouve à l'état libre et qui, par conséquent, présentent également un caractère positif à la ninhydrine-Schiff ne doit pourtant pas être exclue.

Les réactions de Lison et Pinheiro et de Chèvremont et Frédéric donnent des résultats positifs uniquement dans les neurones du cerveau. La positivité à la méthode de Lison et Pinheiro indique probablement la présence, dans les cellules I, III et II en particulier, de protéines riches en radicaux indols et par suite, peut-être en tryptophane. Le procédé de Chèvremont et Frédéric révèle l'existence de composés ayant une fonction réductrice dans les cellules I et surtout dans les neurones "ordinaires" (V). Il est possible que les cellules V qui présentent une positivité relativement forte à la réaction (noyaux ganglionnaires 14 et 17) correspondent à des neurones décrits en microscopie électronique et dont l'aspect infrastructural des terminaisons axonales laisse supposer la présence d'un neurotransmetteur non cholinergique.

Il convient de rappeler que des terminaisons axonales d'aspect analogue ont été repérées dans le neuropile de la chaîne nerveuse et sur la musculature voisine. On peut donc se demander pourquoi la technique de Chèvremont et Frédéric ne donna pas de résultats nettement positifs à ce niveau. Trois hypothèses peuvent être émises

les terminaisons n'appartiennent pas aux neurones C que nous avons repérés dans la chaîne.

la sécrétion est en trop faible quantité pour être visualisée,
le neurotransmetteur est chimiquement différent.

La présence de catécholamines dans le système nerveux central des Nereis n'a pu être démontrée par la méthode de Hillarp et Hökfelt. L'enzyme, la monoamine-oxydase, qui intervient dans l'inactivation de ces substances (dopamine, noradrénaline, adrénaline) et de la 5-hydroxytryptamine, n'a pu être mise en évidence. Il est possible que les techniques utilisées ne soient pas adaptées à notre matériel ou qu'une quantité sans doute relativement faible de monoamine-oxydase en particulier, ne puisse être visualisée en microscopie photonique. La méthode de fluorescence selon FALCK, HILLARP, THIEME et TORP (1962) utilisée avec succès (cf. WAREMBOURG et DHAINAUT-COURTOIS, 1969 et chapitre suivant) permet toutefois d'affirmer l'existence de monoamines

biogènes vraisemblablement identiques dans le ganglion cérébral et la chaîne nerveuse. Celles-ci pourraient être sécrétées par certains neurones "ordinaires", peut-être V_b et C_b .

L'autoradiographie apporte des documents intéressants relatifs à la synthèse des protéines dans les diverses cellules. Certains neurones "ordinaires" C et V font preuve d'un métabolisme particulièrement élevé. Il est possible que le caractère nettement positif obtenu avec la technique à la ninhydrine-Schiff en particulier soit dû à l'accumulation d'une substance (neurosecrétrice pour les cellules I et II) qui ne serait sécrétée que d'une façon discontinue, tandis que les neurones élaborant des neurotransmetteurs seraient beaucoup plus actifs.

La positivité à l'APS observée dans les cellules I, II, III, A et B, résiste à un prétraitement par l'amylase salivaire ; elle est donc, au moins en partie, due à un matériel différent du glycogène. DEFRETIN (1955) a étudié les "polyosides" présents dans les neurones du ganglion cérébral et de la chaîne nerveuse de plusieurs espèces de Nereis. Les techniques de coloration utilisées permettent à cet auteur de conclure que la réaction positive à l'APS, observée après un prétraitement par l'amylase salivaire, ne peut être imputable à des polysaccharides acides ni à certains "lipoïdes". Il n'est donc pas impossible de penser que le résultat obtenu avec la technique de Hotchkiss-McManus au niveau des neurones I, II, III, A et B, est dû, au moins partiellement, à la présence de glycoprotéines ; celles-ci sont peut-être bien visualisées par la ninhydrine-Schiff et l'APS ou sont particulièrement abondantes au niveau des cellules III et II en particulier.

Le glycogène est par contre relativement bien représenté dans les neurones V et C puisque la positivité à l'APS, plus intense lorsque la fixation est réalisée par le liquide de Bensley à température basse, disparaît lorsque les coupes ont été traitées au préalable par l'amylase salivaire. De nombreux corpuscules que les résultats obtenus avec la réaction de Thiéry permettent de considérer comme étant des particules de glycogène α et β en particulier, ont d'ailleurs été observés dans la plupart des cellules sécrétrices et surtout dans les neurones "ordinaires" et les éléments névrogliques du système nerveux central (cf. Chapitres II et V et DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1969 a).

Dans cette étude préliminaire de la sécrétion des cellules du ganglion sus-oesophagien et de la chaîne nerveuse, l'analyse systématique des différents lipides n'a pas été réalisée.

TABLEAU IX

PRINCIPALES CARACTERISTIQUES CYTOCHIMIQUES DES CELLULES I-V ET A-C

Réactions	Types cellulaires					Neurones "ordinaires"	
	Cerveau			Chaine		Cerveau	Chaine
	I	II	III	A	B	V	C
Groupe aminé	+	⊕	+	+	+	±	±
Radical indol Tryptophane ?	±	⊕	+	-	-	-	-
Fonction réductrice	± à +	±	?	?	?	± à ⊕	- à ±
Adrénaline	-	-	-	-	-	-	-
Nor-adrénaline (HILLARP et HÖKFELT)	-	-	-	-	-	-	-
Monoamine biogène voisine de la 5-HT	?	-	-	?	?	- à ⊕	- à ⊕
Incorporation de Leucine β H	±	+ à -	?	±	-	± à ⊕	± à ⊕
Monoamine-oxydase	-	-	-	-	-	-	-
A.P.S.	±	+	⊕	+	±	±	± à +
Glycogène	±	±	±	±	±	±	+
Fuchsine d'Altmann	+	⊕	⊕	⊕	⊕	±	±
Noir soudan B	+ ?	+ à ++	+	±	+	±	±

Affinités tinctoriales : même légende que pour le tableau VII

Les réactions les plus caractéristiques sont entourées.

605
LILLE

Les résultats obtenus avec les techniques mitochondriales plaident peut-être en faveur du caractère au moins partiellement lipidique du contenu cytoplasmique des cellules I, II, III, A et B ; les réactions au niveau des neurones "ordinaires" sont généralement négatives ou très faibles. La bonne conservation par un fixateur à base de bichromate (Helly suivi d'une post-chromisation) de la "sécrétion" des cellules IV qui est dissoute au contraire dans le formol. peut indiquer la présence de lipides hétérophasiques, phospholipides en particulier ; l'aspect infrastructural de la substance permet également d'envisager une nature partiellement lipidique. Les cellules II et III contiennent des substances soudanophiles conservées par une fixation au formol et par le procédé de coupes à la congélation.

V - CONCLUSION

En résumé, les réactions positives à diverses techniques relatives à la recherche de protéines, glucides et lipides, observées au niveau des cellules I, II, III, A et B, permettent de conclure à la nature lipoprotéique, voire même peut-être lipoglycoprotéique des substances sécrétées (matériel actif et substrat).

Les neurones I et V pourraient synthétiser plus particulièrement un matériel présentant une fonction "réductrice" due respectivement à des composés thiols (cystéine ?) et indols (indole-amine, voisine de la 5-hydroxytryptamine).

Le produit des neurones III et surtout II possède probablement des composés à radicaux indols voisins du tryptophane.

La "sécrétion" des cellules IV dont la nature nerveuse est douteuse pourrait être lipidique ou, plus vraisemblablement, lipoprotéique.

Les principales caractéristiques cytochimiques permettant une comparaison entre les différents neurones du système nerveux central des Nereis sont rassemblées dans le Tableau IX.

De la comparaison entre les cellules A, B, C et I-VI, il ressort que :

les cellules A et I se définissent essentiellement par leur très grande affinité pour la fuchsine paraldéhyde ; les autres propriétés tinctoriales révélées par les techniques utilisées ne sont toutefois pas suffisamment caractéristiques pour que l'on puisse conclure à l'identité de ces deux types cellulaires.

Les cellules B diffèrent à la fois des cellules II et III du cerveau.

Parmi les neurones "ordinaires", certains qui semblent uniquement localisés dans le cerveau, se distinguent par la présence dans leur péricaryone d'un composé réducteur. Par contre, des neurones C et V élaborent très vraisemblablement une même monoamine biogène (indole-amine). Les tentatives de caractérisation de cette substance ont été poursuivies par voie cytochimique et biochimique. Ce sont les résultats de cette recherche systématique qui seront rapportés dans le chapitre suivant.

CHAPITRE VII

NEUROHUMEURS ET MONOAMINES BIOGENES. COMPARAISON AVEC D'AUTRES ANNELIDES.

Chez les Nereidae, comme chez beaucoup d'Invertébrés, l'étude des cellules sécrétrices du ganglion sus-oesophagien est rendue très délicate par la présence de nombreux grains élémentaires dans la plupart des neurones, l'abondance et la diversité des sections axonales au niveau du neuropile.

Si leur signification exacte n'est pas encore complètement élucidée, les cellules I et II sont certainement les mieux connues parmi les six types cellulaires décrits antérieurement (cf. Chapitre II et DHAINAUT-COURTOIS, 1966c, 1967, 1968 b) ; les terminaisons axonales observées au niveau du complexe neuroglandulovasculaire plaident en faveur de leur nature neurosécrétoire. Les jonctions ont un aspect analogue à celui des spécialisations synaptoides simples du second groupe décrites par B. SCHARRER (1968) relatives aux fibres peptidergiques (fibres A) de certaines Blattes.

Il est beaucoup plus malaisé de définir certains neurones "ordinaires" (V_a et V_b) se caractérisant en microscopie photonique par une affinité généralement faible ou moyenne pour la fuchsine paraldéhyde et un pouvoir important d'incorporer de la Leucine 3H au niveau de leur péricaryone (cf. Chapitre II et DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1969 a). L'étude de ces cellules en microscopie électronique révèle la présence de nombreux grains élémentaires à contenu souvent dense aux électrons, d'un diamètre moyen, égal ou supérieur à 1000 Å (grains 5 a : 1000 Å ; grains 5 b : 1300 Å) et par conséquent d'un aspect analogue à celui des grains de neurosécrétion. A la différence des neurones I et II, les cellules V_a et V_b possèdent, selon toute vraisemblance, des terminaisons axonales localisées non pas au niveau de l'aire neurohémale mais, en majorité, dans le neuropile ; compte tenu du concept actuel de la Neurosécrétion (KNOWLES et BERN, 1966), ce dernier caractère infirme la nature neurosécrétoire sensu stricto de ces cellules. Les fibres V_b et V_a en particulier rappellent par différents caractères les fibres B de certains Insectes (B. SCHARRER, 1968) considérées comme monoaminergiques. Chez les Nereidae, les jonctions présentent toutefois du côté présynaptique une différenciation très importante de microvésicules d'un diamètre moyen voisin de 400 Å, accumulées en des points très déterminés ; cet aspect diffère de celui des structures synaptoides spécialisées du premier groupe observées par B. SCHARRER dans les fibres B des Blattes et permet peut-être de les considérer comme des jonctions synaptiques.

Par rapprochement avec des travaux effectués en microscopie électronique chez d'autres Invertébrés ; Lumbricus (PELLEGRINO de IRALDI et DE ROBERTIS, 1962), Theromyzon rude Baird (HAGADORN, BERN et NISHIOKA, 1963), certains Mollusques Gastéropodes (GERSCHENFELD, 1963), l'hypothèse que les neurones V_a et V_b pourraient élaborer des transmetteurs chimiques de type non cholinergique a été émise (DHAINAUT-COURTOIS, 1968 b ; DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1969 a ; WAREMBOURG et DHAINAUT-COURTOIS, 1969).

Pour vérifier cette conjecture, la recherche systématique de ces neurones et de leurs terminaisons aussi bien dans les ganglions sus- et sous-oesophagiens que dans la chaîne nerveuse est actuellement en cours en microscopie électronique. D'ores et déjà, il est possible de dire que de nombreux neurones d'aspect analogue à celui des cellules V_b du cerveau existent dans la chaîne nerveuse (cellules C_b , chapitre II et DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1969 b). Des terminaisons axonales ressemblant à celles des cellules V_a et V_b ont été observées aussi bien au niveau du neuropile de la chaîne qu'au niveau des plaques motrices ; cette dernière observation constitue un important argument en faveur de la nature neurohumorale (selon la terminologie de B. SCHARNER, 1969) des substances élaborées par ces neurones "ordinaires". De nombreux travaux (GERSCHENFELD, 1963, 1966) suggèrent en effet que les produits qui ont une fonction de neurotransmetteur dans le système nerveux des Invertébrés sont probablement, comme dans le cas des synapses des Vertébrés, l'acétylcholine, des amino-acides tels que l'acide γ -amino-butyrique et l'acide glutamique, les monoamines biogènes (catécholamines et 5-hydroxytryptamine).

Des dosages biochimiques, des tests pharmacologiques et des observations histologiques réalisées sur du matériel préparé pour l'étude en fluorescence selon, en particulier, les méthodes de FALCK (1962), FALCK, HILLARP, THIEME et TORP (1962), CORRODI et HILLARP (1963, 1964), FALCK et OWMAN (1965), CORRODI et JOHNSON (1967), ont également montré que les monoamines biogènes sont largement répandues dans le règne animal (WELSH et MOORHEAD, 1960 ; ERSPAMER, 1957, 1963 ; DAHLSTRÖM et FUXE, 1965 ; BAUCHAU, 1968 ; COTTRELL et LAVERACK, 1968). Dans le système nerveux des Invertébrés, des catécholamines, principalement la dopamine, ont été découvertes dans des groupes très variés : Echinodermes, Annélides, Mollusques, Arthropodes (pour la bibliographie, cf. COTTRELL et LAVERACK, 1968). Une indole-amine que les auteurs considèrent comme étant vraisemblablement la 5-hydroxytryptamine est responsable de la fluorescence jaune observée aussi bien chez des Spongiaires et des Coelentérés que

chez les Annélides, Mollusques et Arthropodes (cf., également, ERSPAMER, 1957 et COTTREL et LAVERACK, 1968). Pour vérifier leur présence chez les Nereis, la recherche systématique des monoamines biogènes par la méthode de fluorescence selon FALCK, HILLARP, THIEME et TORP (1962) a donc été entreprise.

MATERIEL ET TECHNIQUES

Des prostomiums et des métamères de Nereis pelagica et de N. diversicolor ont été surgelés pendant quelques secondes dans un mélange, maintenu à la température de l'azote liquide, de propane et de propylène dans les proportions 9/1, plongés dans l'azote liquide lui-même puis lyophilisés pendant 20 heures à une température de moins 20°C. Après lyophilisation complète, les pièces ont été ramenées progressivement à la température ambiante puis soumises aux vapeurs de formaldéhyde à 80°C, pendant une durée variant de 1 à 3 heures. L'inclusion sous vide a été réalisée dans une paraffine préalablement dégazée ; les coupes frontales d'une épaisseur de 8 à 10 μ ont été montées dans l'Entellan (Merck) et examinées au microscope Leitz équipé pour l'étude en fluorescence avec condenseur (à frontale escamotable asphérique, n° 601, Achr. 0,90), filtre d'excitation BG₁₂ de 3 millimètres et filtre d'arrêt K 530. Il convient de rappeler que, selon FALCK et OWMAN (1965), les couleurs spécifiques des fluorophores sont les suivantes : verte avec parfois cependant une teinte jaunâtre pour les catécholamines (et 3, 4-dihydroxy-phénylalanine), jaune très franc pour la 5-hydroxytryptamine (et 5-hydroxytryptophane). Les auteurs signalent toutefois que les cellules stockant de grandes quantités de catécholamines (les "cellules chromaffines") peuvent présenter une fluorescence de couleur variable ; vert jaunâtre à jaune brillant et même rougeâtre. Des contrôles ont également été réalisés. Pour repérer les éléments présentant une autofluorescence, certaines pièces n'ont pas été exposées aux vapeurs de formaldéhyde. Des inhibiteurs ont été utilisés : la p-chlorophénylalanine (0,5 mg/g de tissu frais) qui inhibe la biosynthèse de la 5-hydroxytryptamine (5-HT) par action sur l'hydroxylase du L-tryptophane et l'iproniazide (0,5 mg/g de tissu frais), inhibiteur de la monoamine-oxydase (MAO).

Une étude préliminaire en microspectrofluorométrie a également été réalisée (1).

(1) Nous remercions vivement Messieurs les Ingénieurs de la Société Leitz qui ont bien voulu se charger de ce travail.

Nous envisagerons successivement :

I - La répartition du matériel fluorescent dans le système nerveux des Nereis

II - Les relations entre les observations réalisées aux microscopes photonique, électronique et à lumière de Wood

III - Nos résultats seront ensuite discutés et comparés à ceux rapportés par plusieurs auteurs et relatifs à d'autres Annélides.

I - REPARTITION DU MATERIEL FLUORESCENT DANS LE SYSTEME NERVEUX DES NEREIS

A - SYSTEME NERVEUX CENTRAL

Lors d'une première étude, la couleur de la fluorescence était apparue jaune-verdâtre. Une légère modification de technique (augmentation du degré d'humidité des vapeurs de formol) fait apparaître une fluorescence d'un jaune franc. Dans ce cas, la couleur observée est généralement jaune et donc vraisemblablement caractéristique d'une indole-amine. La teinte verte constatée est toujours difficilement interprétable : elle révèle peut-être la présence de catécholamines mais peut correspondre aussi à une quantité faible d'indole-amine.

1) Ganglion sus-oesophagien

La fragilité des tissus, rendus cassants par la lyophilisation, ne permet pas de préciser avec certitude tous les sites des cellules fluorescentes. Les neurones (2 à 3) du noyau ganglionnaire latéroventral 14 se distinguent par l'abondance du matériel fluorescent au niveau de leur péricaryone. D'autres noyaux ganglionnaires possèdent quelques cellules fluorescentes : noyaux antérodorsaux 4 et 8, latérodorsal 7, médiodorsaux 9, 10, peut-être 11 et 12, et, selon toute vraisemblance, postéromédian 17 ou 22. De très rares cellules fluorescentes ont parfois été repérées également dans des régions qui semblent correspondre aux noyaux 6, 13, 15, 18, 20, 23, 24 et 25 ; des précisions sur la localisation des noyaux ganglionnaires ont été données antérieurement (cf. Chapitres I, II et DHAINAUT-COURTOIS, 1964, 1968 b).

La couleur jaune-orangé, caractéristique de quelques cellules très vraisemblablement névrogliales et de certaines cellules glandulaires épidermiques servant de point de repère dans l'estimation des fluorescences, il semble que tous les péricaryones repérés aient une fluorescence jaune. Dans le neuropile, une abondante fluorescence dont la couleur prédominante est également

jaune a été observée mais aucun trajet axonal n'a pu être suivi à partir des corps cellulaires. Il existe par ailleurs, dans la névroglie, de nombreux petits granules souvent disposés en chapelets et de couleur vert-jaunâtre.

2) Ganglion sous-oesophagien et chaîne nerveuse

L'étude systématique du ganglion sous-oesophagien n'a pas été réalisée mais des péricaryones fluorescents y ont été repérés.

Chaque ganglion de la chaîne présente plusieurs îlots de cellules de fluorescence jaune. Ces derniers, composés de 3 à 5 cellules, sont localisés en partie dans les groupes cellulaires antéro et médioventraux (zone située entre le dissépiment et le nerf II) décrits précédemment (cf. Chapitre V et DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1967, 1969 b). Trois à quatre neurones de plus grande taille, piriformes ou ovoïdes, ont une position très postérieure (niveau du nerf IV). Dans le neuropile, de nombreux axones présentent une fluorescence particulièrement forte. Certains de ceux-ci cheminent le long des fibres géantes latérales et semblent pénétrer dans les nerfs I et II en particulier. De nombreux granules disséminés dans le tissu glial émettent une couleur jaune-orangé analogue à celle de certaines cellules glandulaires épidermiques. Des substances de couleur orangée sont également observables dans l'enveloppe externe de la chaîne. La répétition sur des coupes sériées et la répartition analogue dans plusieurs ganglions semblent plaider en faveur de la présence de quelques rares péricaryones à fluorescence verte (région ventrale, niveau du nerf III).

B - SYSTEME NERVEUX PERIPHERIQUE

Le but de notre étude étant de rechercher la présence éventuelle de monoamines biogènes dans les péricaryones étudiés par ailleurs en microscopies optique et électronique, ce n'est que tout à fait accessoirement que nos observations ont porté sur le système nerveux périphérique. Il convient toutefois de noter la présence de plages localisées au niveau de l'insertion des muscles sur les plis coelomiques ou sur la lame basale de l'épiderme et dont la fluorescence est jaune-verdâtre. La muqueuse intestinale possède une fluorescence jaune très importante.

C - CONTROLES

- Pièces non soumises à l'action des vapeurs de formaldéhyde. Aucun péricaryone localisé dans le système nerveux central n'est fluorescent. Dans les neuropiles des ganglions sus- et sous-oesophagiens et de la chaîne persiste une légère fluorescence verte. Les éléments névrogliaux jaune-orangé et vert-jaunâtre sont, par contre, encore fluorescents.

La paroi intestinale semble moins fluorescente. Etant donné l'abondance du matériel autofluorescent situé en dehors du système nerveux central, il est difficile d'affirmer que les plages situées au niveau des insertions musculaires ne sont pas fluorescentes.

- Animaux ayant reçu une dose de p-chlorophénylalanine. Les neuropiles et les nerfs segmentaires sont moins fluorescents. Quoique la fluorescence y semble plus faible, le nombre de corps cellulaires paraît inchangé dans les ganglions de la chaîne nerveuse. Par contre, dans le cerveau, seuls les péricaryones très fluorescents dans les conditions normales (noyaux 14 et 17 ou 22) présentent encore une fluorescence nette.

- Animaux ayant reçu une injection d'iproniazide. L'intensité de la fluorescence au niveau des péricaryones, de même que le nombre de ces derniers, ne sont pas modifiés de façon sensible. La fluorescence au niveau des neuropiles et des nerfs segmentaires II en particulier ne semble pas accrue.

- Etude microspectrofluorométrique. Rappelons que lors de nos premières observations, la fluorescence la plus abondante dans le système nerveux central était d'un vert-jaunâtre assez difficilement interprétable. Une mesure de la longueur d'onde de la fluorescence émise s'avérait nécessaire ; celle-ci, voisine de 525 m μ , semble donc caractériser une indole-amine. Comme nous l'avons déjà précisé, des examens plus récents réalisés sur des pièces traitées par la technique de FALCK et al. (1962) mais soumises à des conditions expérimentales légèrement différentes des premières utilisées (augmentation du degré d'humidité des vapeurs de formol, en particulier) ont d'ailleurs fait apparaître une fluorescence nettement jaune, caractéristique vraisemblablement d'une indole-amine.

En résumé, l'étude du système nerveux des Nereidae réalisée par la méthode de fluorescence selon FALCK et al. et effectuée avec contrôle permet d'affirmer la présence de neurones contenant des monoamines biogènes ; la couleur jaune très généralement observée semble caractéristique d'une indole-amine. Dans les conditions techniques utilisées, les péricaryones sont complètement fluorescents ; les parties proximale et distale des axones sont seules visibles.

L'autofluorescence abondante des tissus (fond vert dans les neuropiles, amas granuliformes jaune-orangé à localisation souvent sous-épidermique, en particulier) rend parfois l'interprétation difficile. La répartition des péricaryones et des fibres fluorescents observés au niveau du système nerveux central est rappelée dans le tableau X.

TABLEAU X

REPARTITION ET COULEUR DES PERICARYONES ET DES FIBRES AU NIVEAU DU SN^X C

	: Noyaux ganglionnaires : 14, 17 ou 22, en particulier, et
	: 4, 7, 8, 9, 10, 11, 12 et, accessoirement, 3, 13, 15, 18,
GGL. sus Oes.	: 20, 23, 24 et 25
	: Nombre maximal approximatif : 20
	: Couleur observée : jaune
	:
	:
GGL. sous Oes.	: Région antéroventrale, en particulier
	: Couleur observée ; jaune
	:
	:
ggl. de la	: Groupes ventraux antérieur, médian et très postérieur
CH. N.	: Couleur jaune généralement observée.
	: 1 à 2 paires de neurones à fl. v. (?).
	:
	:
Neuropiles	: L'autofluorescence rend difficile l'observation ; la
	: présence de f. à fl. j. semble néanmoins très probable.
	:
	:

CH. N., chaîne nerveuse ; f., fibre(s) ; fl., fluorescence ; GGL. sous Oes., ganglion sous-oesophagien ; GGL. sus Oes., ganglion sus-oesophagien ; ggl., ganglions ; j., jaune ; SN^X C, système nerveux central ; v, verte.

Comme nous l'avons déjà précisé, le but de ce travail est d'essayer de trouver une éventuelle correspondance entre les figures observées en microscopie optique et électronique d'une part, au microscope à lumière ultra-violette, d'autre part. La répartition des péricaryones et des fibres contenant des monoamines dans le système nerveux périphérique n'a donc pas fait l'objet d'une étude systématique. Il semble toutefois que des fibres à fluorescence jaune existent dans les différentes zones indiquées dans le tableau XI.

TABLEAU XI

REPARTITION ET COULEUR DES FIBRES AU NIVEAU DU SN^X P

CP Oes.	: De très rares f. à fl. j. y semblent présentes
Racines des n. segm.	: f. à fl. j. dans les nerfs I et II en particulier
musc.	: f. à fl. jaune verdâtre au point d'insertion de la musc. : sur la lame basale de l'épid (?)
Intestin	: f. à fl. j. à la base de l'intestin (?)

CP Oes., collier périoesophagien ; épид., épiderme ; f., fibres(s) ; fl., fluorescence ; j., jaune ; musc., musculaire ; n. segm., nerf(s) segmentaire(s) ; SN^X P, système nerveux périphérique.

II - RELATIONS ENTRE LES OBSERVATIONS REALISEES AUX MICROSCOPES PHOTONIQUE, ELECTRONIQUE ET A LA LUMIERE DE WOOD

La localisation exacte des neurones est rendue difficile par la présence dans les divers noyaux ganglionnaires des Nereis de nombreuses cellules apparemment différentes. Il semble néanmoins que les neurones à fluorescence jaune soient les mêmes que ceux qui présentent une affinité faible ou moyenne pour la fuchsine paraldéhyde ; ce dernier caractère est d'ailleurs soumis à des variations en relation peut-être avec divers phénomènes (régénération en particulier). Une étude antérieure (cf. Chapitre VI et DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1969 a) a montré que ces neurones "ordinaires" (V) ont une affinité relativement faible pour les réactions utilisées pour la détection des glucides, des lipides et de certains protides (groupe aminé, radical indol (technique de LISON et PINHEIRO) par exemple). Ils présentent un résultat négatif à la réaction chromaffine et à la technique employée pour la recherche de la monoamine-oxydase. Ils peuvent, par contre, avoir une fonction réductrice importante et incorporer abondamment de la Leucine ³H. Il est également vraisemblable que certains neurones fuchsinophiles des noyaux ganglionnaires 7 et 14 (Pl. 11, 75 et 76) du ganglion sus-oesophagien et du groupe cellulaire antéroventral (Pl. 62 et 74) des divers segments de la chaîne nerveuse présentent une fluorescence jaune.

Les cellules très fuchsinophiles du noyau ganglionnaire 20 du cerveau (cellules "a", et "c" en partie de B. SCHARRER) ne sont, par contre, pas fluorescentes. C'est là un caractère intéressant qui tend à montrer que toutes les cellules fuchsinophiles (I) du système nerveux central des Nereis ne sont pas engagées dans la synthèse d'un matériel unique et que leur fonction peut être différente.

Pour les mêmes raisons que celles énoncées ci-dessus, la recherche de l'homologie entre les péricaryones fluorescents et ceux observés en microscopie électronique est délicate. L'étude systématique des différents groupes cellulaires de la chaîne nerveuse et la relative abondance des péricaryones fluorescents dans certains d'entre eux laissent néanmoins supposer que ceux-ci correspondent aux neurones (cellules V_b et C_b) renfermant des grains élémentaires d'un diamètre moyen de 1300 \AA et à contenu de densité variable. Ces cellules présentent des terminaisons axonales au niveau des neuropiles et, peut-être, de la musculature.

III - DISCUSSION

Les monoamines biogènes ont, jusqu'à présent, été peu étudiées chez les Polychètes (cf. néanmoins M.E. CLARK, 1966). Des travaux importants ont, par contre, été réalisés chez les Oligochètes et les Hirudinées. Il apparaît donc qu'une comparaison entre nos observations et les données relatives aux autres Annélides devrait permettre une meilleure interprétation de la signification physiologique de ces substances.

C'est pourquoi nous envisagerons successivement pour toutes les Annélides :

A - La répartition et les principales caractéristiques cytologiques des neurones élaborant des monoamines biogènes (Tableaux XII),

- 1) au microscope à lumière **ultra-violette**,
- 2) au microscope électronique,

B - la nature chimique des monoamines biogènes du système nerveux des Annélides (Tableaux XIII),

C - les rôles éventuels des diverses monoamines (Tableau XIV),

Etant donné le nombre de publications, les principaux résultats sont groupés dans des tableaux.

Tableau XII A (a)

Répartition et principales caractéristiques cytologiques des neurones élaborant des monoamines biogènes chez les Annélides.

A - Système nerveux central et racines des nerfs

a - Polychètes

Auteurs et espèces étudiées	GGL. sus Oes.		CP Oes.	GGL. sous Oes.		CH. N.		Racine des n. segm. f.	Aspect cytologique des neurones	
	cell.	f.	f.	cell.	f.	cell.	f.		cell.	f.
BIANCHI (1965) <u>Diopatra</u> <u>neapolitana</u>	taille et position variables (fl. j.)					taille et position variables (fl. j.)				
CLARK (1966) <u>Nephtys</u> <u>caeca</u>	prédominance des cell. à fl. v. (30 paires) sur les cell. à fl. j. (7 paires); cell. fl. situées surtout dans la région postéro-latérale du neuropile	prédominance des f. à fl. j. dans le neuropile des f. à fl. v.	f. à fl. j. dont certaines innervent l'intestin ant ^r ; f. et quelques cell. bipolaires à fl. v.	cell. à fl. j.	f. à fl. j.	cell. à fl. j. nbr ^{ses} : (15) à 18 paires; cell. à fl. v. rares (3 paires)	f. à fl. j.	n. II : f. j. et v. nbr ^{ses} n. III b : f. j. et v. rares n. IV : 1 f. v.	fl. dans tout le péricaryone:	
WAREMBOURG et DHAINAUT (1969); <u>DHAINAUT</u> <u>Nereis diversicolor</u> ; <u>Nereis pelagica</u>	cell. à fl. j. dans les régions médiodorsale, latéroventrale et médiopostérieure du neuropile	f. à fl. j. dans le neuropile	f. à fl. j. (?)	cell. à fl. j.	f. à fl. j. dans le neuropile	cell. à fl. j. nbr ^{ses} dans les groupes ventraux antérieur, médian et très post.; cell. à fl. v. (2 paires ?)	f. à fl. j.	f. à fl. j. dans les n. I et II en particulier	fl. dans tout le péricaryone: des ax. invisible)	

ant^r, antérieur; ax., axone (s); cell., cellule (s); CH. N., chaîne nerveuse; CP Oes., collier périoesophagien; f., fibre (s); fl., fluorescence, fluorescent (es); ggl., ganglion segmentaire de la chaîne nerveuse; GGL. sous Oes., ganglion sous-oesophagien; GGL. sus Oes., ganglion sus-oesophagien; imp^{te}, importante; j., jaune; MAO, monoamine-oxydase; N., nerf (s); nbr^{ses} (x), nombreuses (x); post^r, postérieur; segm., segmentaire (s); term., terminaison (s); v., verte.

Tableau XII A (b)

Répartition et principales caractéristiques cytologiques des neurones élaborant des monoamines biogènes chez les Annélides.

A - Système nerveux central et racine des nerfs

b - Oligochètes

Auteurs et espèces étudiées	JGL. sus Oes.		CP Oes.	GGL. sous Oes.		CH. N.		Racine des n. segm. f.	Aspect cytologique des neurones	
	cell.	f.	f.	cell.	f.	cell.	f.		cell.	f.
BIANCHI (1962 a, 1963)	taille et position variable (fl. j.)			taille et position variables (fl. j.)	taille et position variables (fl. j.)	taille et position variables (fl. j.)				
<i>Octolasion complanatum</i>										
<i>Eisenia foetida</i>										
RUDE (1966)						cell. fl.				noyau
<i>Lumbricus terrestris</i>						nbr ^{ses} (100 neurones moteurs et interneurons par ggl.)				non fl. ; ax. souvent invisible
MYHRBERG (1967)	nbr ^{ses} cell. à fl. j. ou v. (en quantité à peu près équivalente)	dans le neuropile, f. à fl. j. et v.	f. à fl. j. et v. provenant des GGL. sus et sous Oes., de la CH. N.	aspect voisin de celui du GGL. sus Oes.		cell. à fl. j. ; j. nbr ^{ses} (50 par ggl.) ; cell. bipolaires à fl. v. rares (1 paire par ggl.)	dans le neuropile, à fl. j. et v.	f. à fl. j. difficiles à suivre ; dans le n. II, f. à fl. v. provenant des cell. bipolaires de la CH. N. et sur tout des cell. sensorielles périphériques	cell. à fl. ; j. souvent unipolaires ; piriformes ; matériel fl. surtout : zone pré-terminale ; moitié supérieure du péricaryon ; situé dans la moitié inférieure ; le noyau n'est jamais fl. ; granules épais intracellulaires ; à fl. homogène.	ax. ; sur une faible distance ; zone pré-terminale ; peu visible sauf après injection d'un inhibiteur de la MAO.

OLIGOCHETES



Tableau XII A (c)

Répartition et principales caractéristiques cytologiques des neurones élaborant des monoamines biogènes chez les Annélides

A - Système nerveux central et racine des nerfs.

c - Hirudinées.

	Auteurs et espèces étudiées	GGL. sus Oes.		CP Oes.	GGL. sous Oes.		CH. N.		Racine des	Aspect cytologique des neurones	
		cell.	f.	f.	cell.	f.	cell.	f.	n. segm. f.	cell.	f.
HIRUDINEES	BIANCHI (1962 b, 1967 a et b)	taille et position variables					taille et position variables				
	<i>Hirudo medicinalis</i>	(fl. j.)					(fl. j.)				
	MYHRBERG (inédit)	fl. j. et v.									
	<i>Hirudo medicinalis</i>										
	EHINGER, FALCK et MYHRBERG (1968)						fl. j. imp ^{te}	term. ax. des		dans les	matériel fl.
	<i>Hirudo medicinalis</i>					6 cell. par	2 cellules	"géantes" à		péricaryones	visible au
						ggl. dont 2 "géantes"	fl. j. sur les	fl. j. sur les		des cellules	niveau du cône
						correspondant aux cellules "chromaffines"	musc. parié-	taux ; term. ax. des 4		"géantes",	d'émergence de
						des anciens auteurs ;	cell. moyennes	à fl. j. dans le neuropile		2 zones très fl. situées	l'ax., surtout après traite-
						fl. v. réduite				près du noyau	ment par la
										et de la	paraformaldé-
										membrane	hyde humide ;
									cell. ; maté-	préterminaisons	
									riel fl.	ax. très fl.	
									réparti à la	mais term. peu	
									surface de	fl.	
									granules; pour		
									les autres		
									cell., périca-		
									ryone entière-		
									ment fl.		



A - REPARTITION ET PRINCIPALES CARACTERISTIQUES CYTOLOGIQUES DES NEURONES ELABORANT DES MONOAMINES BIOGENES (Tableaux XII)

1) Microscope à lumière ultra-violette

Cette récapitulation de quelques travaux importants permet de conclure que des neurones synthétisant des monoamines biogènes ont été observés dans les diverses classes d'Annélides. Une nette prédominance de la fluorescence jaune caractéristique d'une indole-amine a généralement été mentionnée. Dans tous les cas, les neurones engagés dans la sécrétion d'une catécholamine et se révélant par une fluorescence verte sont très rares dans la chaîne nerveuse. Chez Nephtys (M.E. CLARK, 1966), par exemple, il n'y en a que trois paires par ganglion. Chez Nereis, nos observations laissent supposer qu'il n'en existe tout au plus qu'une à deux paires. Tous les auteurs mentionnent par contre la présence, dans le ganglion sus-oesophagien, de deux sortes de fluorescence en quantité souvent abondante. Chez Nephtys, M.E. CLARK signale un nombre nettement supérieur de péricaryones à fluorescence verte. Il ne semble pas qu'il en soit de même chez Nereis. Chez cette espèce, dans les conditions techniques utilisées et comme il a déjà été dit pour la chaîne nerveuse, il est difficile de savoir si la couleur verte observée est due à une quantité moindre d'indole-amine ou si elle révèle, au contraire, la présence effective d'une catécholamine. Le nombre de neurones présentant une fluorescence verte serait de toute façon inférieur à celui des neurones à fluorescence jaune. De plus, les chapelets de granules verts visibles dans le neuropile sont dus à de l'autofluorescence. La répartition des neurones fluorescents dans le ganglion sus-oesophagien est également différente chez Nephtys et Nereis. Tandis que chez la première espèce, les cellules contenant des monoamines occupent surtout la région postérolatérale du neuropile, chez Nereis, la plupart des cellules fluorescentes ont une position médiodorsale ou latéroventrale par rapport au neuropile. Chez les Annélides, la localisation générale de la substance à fluorescence jaune à l'intérieur des cellules nerveuses est assez comparable ; les péricaryones sont fluorescents de même que les parties proximale et distales des axones. Ces observations rappellent celles de DAHL et al. (1966) réalisées sur des ganglions de Mollusques Lamellibranches et Gastéropodes ; la distribution de la fluorescence à l'intérieur des neurones indique une forte concentration de l'amine dans le corps cellulaire, les parties proximale et terminales de l'axone mais non tout le long de la fibre nerveuse. Selon ces auteurs, ceci pourrait indiquer une synthèse dans le soma, suivie d'un transport le long de l'axone jusqu'aux sites de stockage présynaptiques.

Si le système nerveux central des Annélides présente généralement une nette prédominance de la fluorescence jaune, le système nerveux périphérique peut, par contre, posséder de nombreuses cellules dont la fluorescence verte est caractéristique d'une catécholamine. Il en est ainsi pour les cellules sensorielles isolées dans l'épiderme de Nephtys et de Lumbricus. L'étude systématique de cette région n'a été réalisée ni chez Nereis ni chez Hirudo.

Une fluorescence verte a également été observée dans la région antérieure du tube digestif de Lumbricus. Chez les Polychètes et les Hirudinées, la musculature intestinale et pariétale posséderait au contraire une innervation indole-aminergique au moins partielle. A ces niveaux, les observations sont rendues difficiles par une autofluorescence intense ou par la finesse des terminaisons axonales. Chez les Annélides, l'utilisation conjointe de diverses techniques (histologie, coloration élective des trajets nerveux, tests biochimiques et pharmacologiques) s'avère indispensable.

2) Microscopie électronique

Les observations réalisées en microscopie électronique et en lumière ultra-violette, et relatives aux cellules sécrétrices du système nerveux des Annélides, ont généralement été effectuées par des auteurs différents. Aucun rapprochement avec des figures obtenues en microscopie électronique n'a donc pu être opéré et il est impossible actuellement de savoir si les neurones engagés dans la synthèse de la 5-hydroxytryptamine ou d'une substance voisine sont morphologiquement semblables.

Chez les Nereis, la structure même du système nerveux central, des noyaux ganglionnaires généralement caractérisés par l'intrication de cellules différentes, rend difficile la recherche de l'homologie entre les figures observées aux microscopes électronique et à lumière de Wood. Les conclusions sont donc souvent déductives. Comme il a été précisé ailleurs (cf. Chapitre II et DHAINAUT-COURTOIS, 1968 b), il est possible de distinguer, chez ces Annélides, deux types de neurones à fonction sécrétoire différente. Les cellules II et probablement I, de nature neurosécrétoire sensu stricto, ont des axones qui se terminent au niveau de l'aire neuroglandulovasculaire sans présenter de figures présynaptiques typiques. Par contre, nous l'avons déjà signalé, les neurones V_a et V_b du ganglion sus-oesophagien, C_b et peut-être C_a de la chaîne nerveuse, rappellent ceux décrits par GERSCHENFELD (1963, 1966), chez certains Mollusques Pulmonés et nous pensons que l'une des deux catégories de neurones "ordinaires" est responsable de la fluorescence jaune observée à

Tableau XIII (a)

Nature chimique des monoamines biogènes dans le système nerveux des Annélides

a - Polychètes

Auteurs et espèces étudiées	Méthodes	Résultats	Localisation	Substances mises en évidence
WELSH et MOORHEAD (1960) <i>Glycera dibranchiata</i> ; <i>Arenicola marina</i> ; <i>Amphitrite ornata</i>	(4)	indole-amines (5-HT ?)	CH. N.	5-HT ou peut-être autre indole-amine (bufoténine ?)
BIANCHI (1965) <i>Diopatra neapolitana</i> ; <i>Perinereis cultrifera</i>	(1) ; (2) →	fl. j.	SN ^x C.	(a)
CLARK (1966) <i>Nephtys caeca</i>	(3) → ↘	fl. j. fl. v.	SN ^x C et SN ^x P SN ^x C et SN ^x P	5-HT ou 5-HTP (?) NA ou DA ou dopa (?)
WAREMBOURG et DHAINAUT (1969) ; DHAINAUT <i>Nereis diversicolor</i> ; <i>Nereis pelagica</i>	(3) ; (4) → ↘	fl. j. émission max. : 525 mμ fl. v. (?)	SN ^x C ; SN ^x P (?) SN ^x C (?)	indole-amine CA (?)
DHAINAUT, CARIDROIT et BISERTE (1969) <i>Nereis diversicolor</i>	(4)	N, N'-diméthyl-5-hydroxytryptamine	SN ^x C	N, N'-diméthyl-5-hydroxytryptamine (bufoténine)

(a), substance phénolique différente de l'adrénaline et autres orthodiphénols et aussi de la substance neurosécrétoire, de nature peut-être entéraminique ; A, adrénaline ; CA, catécholamine (s) ; CH. N., chaîne nerveuse ; DA, dopamine ; ép. d., épiderme ; fl., fluorescence ; F.P.⁺, affinité pour la fuchsine paraldéhyde ; GGL. sous Oes., ganglion sous-oesophagien ; GGL. sus Oes., ganglion sus-oesophagien ; 5-HT, 5-hydroxytryptamine ; 5-HTP, 5-hydroxytryptophane ; imp^{te}, importante ; j., jaune ; NA, monoamine biogène ; max., maximale ; musc., muscles ; NA, noradrénaline ; SN^x C, système nerveux central ; SN^x P, système nerveux périphérique ; v., verte ; 1^{aire} (s), primaire (s) ; 2^{daire} (s), secondaire (s) ; (1), réactions cytochimiques ; (2) méthode de fluorescence en lumière ultra-violette sur matériel fixé par le formol 10 % et coupé à la paraffine ; (3), technique de Folck et Ozman (1965) ; (4), microspectrofluorométrie et déterminations chimiques.

Tableau XIII (b)

Nature chimique des monoamines biogènes dans le système nerveux des Annélides

b - Oligochètes

Auteurs et espèces étudiées	Méthodes	Résultats	Localisation	Substances mises en évidence
OSTLUND (1954) <u>Lumbricus terrestris</u>	(4)	A : 1,4 µg/g ; Na : 0,32 µg/g	CH. N.	A ; NA.
WELSH et MOORHEAD (1960) <u>Lumbricus terrestris</u>	(4)	5-HT : 10,4 µg/g	CH. N.	5-HT
EULER (1961, 1963) <u>Lumbricus terrestris</u>	(4)	A et NA	animal entier et GGL. sus Oes.	A et NA
ERSPAMER (1963) <u>Lumbricus terrestris</u>	(4)	5-HT : 3,1 à 10,4 µg/g	CH. N.	5-HT
BIANCHI (1962a, 1963) <u>Octolasion complanatum ; Eisenia foetida</u>	(1) ; (2) →	fl. j.	SN ^x C	(a)
RUDE (1966) <u>Lumbricus terrestris</u>	(3)	fl. j. importante fl. v. réduite importante	CH. N. certaines cell. à fl. j. correspondent à des cell. F.P. ⁺ CH. N. épid.	sérotonine CA laires (NA et DA?)
(Inédit)	(4)	NA et DA	matériel à fl. v.	NA et DA
MYHRBERG (1967) <u>Lumbricus terrestris</u>	(3)	fl. j. importante fl. v. réduite importante	SN ^x C SN ^x C SN ^x P	5-HT NA
MYHRBERG et ROSENGREN (Inédit) <u>Lumbricus terrestris</u>	(4)	5-HT : 16,2 µg/g 5-HT : 7,5 µg/g NA, A et traces de DA : 2 µg/g NA et A : 1 µg/g	GGL. sus Oes. CH. N. GGL. sus Oes. CH. N.	5-HT NA ; A ; DA (traces)



Tableau XIII (c)

Nature chimique des monoamines biogènes dans le système nerveux des Annélides.

c - Hirudinées

Auteurs et espèces étudiées	Méthodes	Résultats	Localisation	Substances mises en évidence
WELSH et MOORHEAD (1960) <u>Hirudo medicinalis</u>	(4)	5-HT	CH. N.	5-HT
BIANCHI (1962 b, 1967 a et b) <u>Hirudo medicinalis</u>	(1) ; (2) →	fl. J.	SN ^x C	(a)
EHINGER, FALCK et MYHRBERG (1968) <u>Hirudo medicinalis</u>	(3) →	fl. J. imp ^{te}	CH. N.	5-HT (?) : la quantité de 5-HT : serait suffisante pour : donner la réaction : chromaffine
		fl. v. réduite	SN ^x P	CA (NA ?)
	(4) →	émission max. : 530-550 mμ	matériel à fl. J.	5-HT ou dérivé méthylié
		avec excitation max. : 415-420 mμ		
	avec	émission max. : 480-485 mμ	matériel à fl. v.	CA 1 ^{aire} (ou 2 ^{daire} ?)
		excitation max. : 415 mμ		
	→	5-HT : 3,62 à 3,70 μg/g	CH. N.	5-HT ou dérivé méthylié
MYHRBERG (inédit) <u>Hirudo medicinalis</u>	(3) →	fl. J. et v.	GGL. sus Oes.	MA
MYHRBERG et ROSENGREN (inédit) <u>Hirudo medicinalis</u>	(4)	CA 1 ^{aire}	musc. pariétaux	CA 1 ^{aire}



la lumière de Wood. Il convient de rappeler que les terminaisons V_a sont particulièrement abondantes au niveau du neuropile du ganglion sus-oesophagien et que ce sont des terminaisons de type analogue qui sont les plus fréquentes au niveau des jonctions neuromusculaires. Les neurones V_b et C_b présentent de nombreuses analogies structurales. Dans le cerveau, différents types de cellules nerveuses sont souvent intimement groupés dans un même noyau ganglionnaire et il ne nous est pas possible, par les seules méthodes utilisées ici, de conclure toujours à l'identité des neurones. Par contre, les localisations semblables des neurones C_b dans les groupes ventraux antérieur, médian et très postérieur, et des péricaryones fluorescents permettent d'émettre l'hypothèse que ce sont les neurones C_b qui synthétisent la bufoténine. De nombreuses analogies structurales entre les cellules C_b de la chaîne et V_b du cerveau ont été décrites précédemment (cf. Chapitre II et DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1969 b). Il est donc possible de penser que tous ces neurones sont impliqués dans l'élaboration d'un même composé. S'il en est réellement ainsi, étant donné la faible quantité de réticulum endoplasmique et, d'une façon générale, d'organites cellulaires présents dans ces neurones, nous pouvons également postuler que cette monoamine, synthétisée probablement et au moins partiellement au niveau des corps de Golgi, se trouve liée aux vésicules ayant un diamètre moyen de 1300 Å et dont le contenu a une densité variable aux électrons. Les autres neurones V_a et C_a synthétisent peut-être l'autre composé découvert biochimiquement chez les Nereis, l'acide γ -amino-butyrique auquel certains auteurs accordent également un rôle de médiateur chimique.

B - NATURE CHIMIQUE DES MONOAMINES BIOGENES DANS LE SYSTEME NERVEUX DES ANNELIDES (Tableaux XIII)

Certains auteurs pensent qu'il n'y a aucun rapport entre les cellules présentant une affinité pour la fuchsine paraldéhyde et les neurones contenant des monoamines. Bien plus, BIANCHI (1965) conclut qu'il n'existe pas de relation entre les phénomènes qui régissent la synthèse des monoamines et celle du matériel neurosécrétoire. RUDE (1966) signale toutefois que chez Lumbricus des cellules fuchsinophiles peuvent être fluorescentes. Selon nos observations, il en serait de même chez Nereis. Il convient cependant d'insister sur le fait que les cellules très fuchsinophiles de la région postérodorsale du cerveau de Nereis (noyau ganglionnaire 20 ; cellules "a", et "c" en partie, de B. SCHARRER) dont certaines sont bipolaires et que nous pensons être

des cellules neurosécrétoires sensu stricto ne sont jamais fluorescentes. Par une étude histochimique approfondie, BIANCHI a pu montrer que les substances présentant une fluorescence jaune au microscope à lumière ultra-violette après une fixation au formol et coupes à la paraffine sont assez comparables dans les trois classes d'Annélides. Elles donnent chez toutes les espèces étudiées (tableaux XII et XIII) des résultats positifs à la réaction de GIBBS au 2-6-dichloroquinone-chloroimide, à la diazoreaction à la *p*-nitroaniline et à la réaction argentaffine. BIANCHI en déduit que ces composés ne correspondent pas au matériel de nature phénolique (adrénaline et autres orthodiphénols) mentionné par GASKELL (1914, 1919), WENSE (1939), LANCASTER (1939), PEREZ (1942), dans les neurones des ganglions des Annélides. Il présume une nature entéraminique voisine de celle du principe actif des cellules entérochromaffines qui possèdent en particulier le même spectre de fluorométrie.

Le cas des neurones géants ou "cellules chromaffines" de l'Hirudinée, Hirudo medicinalis mérite aussi d'être rappelé. Comme d'autres auteurs (EHINGER, FALCK et MYHRBERG, 1968), BIANCHI observe que le matériel à fluorescence jaune se trouve réparti dans le péricaryone selon deux anneaux, l'un périnucléaire, l'autre proche de la membrane cellulaire ; tous deux sont basophiles tandis que le reste du cytoplasme est acidophile et réagit fortement aux réactions chromaffine et argentaffine mais faiblement à la diazoreaction utilisant la *p*-nitroaniline en milieu alcalin. Il s'agirait selon BIANCHI d'un di- ou d'un polyphénol (ortho ou para) et par conséquent d'une substance voisine de l'adrénaline. EHINGER, FALCK et MYHRBERG suggèrent, au contraire, que la réaction chromaffine positive est vraisemblablement due à la présence d'une grande quantité d'indole-amine, la 5-hydroxytryptamine: ils supposent que toutes les cellules chromaffines décrites antérieurement sont identiques à celles présentant une fluorescence jaune spécifique et qu'elles contiennent donc de la 5-HT. Il convient de rappeler ici qu'aucune cellule chromaffine n'a pu être observée dans le système nerveux central de Nereis. Ce résultat négatif s'explique peut-être par la taille plus petite des neurones dont la fluorescence jaune est caractéristique d'une indole-amine. Comme BIANCHI, nous avons par ailleurs observé que les colorations par le noir Soudan B, le bleu de toluidine et par la *p*-diméthylamino-benzaldéhyde ne donnent, chez les Nereis, aucun résultat positif sur la substance fluorescente. Cette dernière peut par contre présenter, comme pour les espèces étudiées par BIANCHI, un caractère positif à la réaction au ferricyanure (technique selon FREDERIC et CHEVREMONT pour les Nereis).

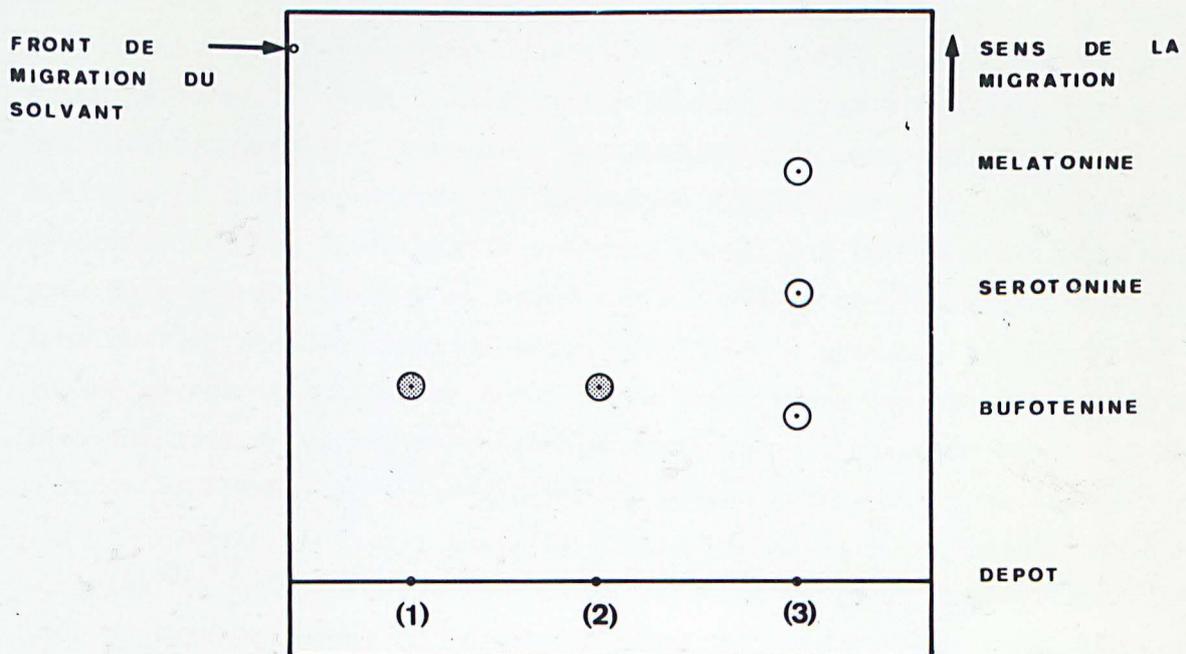


Figure 18 Représentation schématique de la chromatographie en couche mince selon TANIMUKAI.

(-Plaque de KIESELGEL G. MERCK)

(-Solvant n-butanol/acide acétique/eau (12 : 3 : 5))

En (1) Extrait préparé à partir de chaînes : 20 microlitres

En (2) Le même extrait avec bufoténine : 0,5 microgrammes

En (3) Témoins : dépôt de 1 microgramme.

Mélatonine : $R_F = 0,74$; Sérotonine : $R_F = 0,54$;

Bufoténine : $R_F = 0,31$.



L'emploi de la technique d'étude en fluorescence des monoamines biogènes selon FALCK et OWMAN considérée comme spécifique, l'utilisation de méthodes microspectrofluorométriques et biochimiques ont permis d'aller plus loin dans la connaissance de la nature chimique des substances fluorescentes. Les principaux résultats relevés dans les diverses classes d'Annélides sont résumés dans les tableaux XIII. L'adrénaline a été décelée chez les Oligochètes et pourrait donc être responsable de la fluorescence verte observée dans certains neurones. Ce sont toutefois les catécholamines primaires (noradrénaline, et, accessoirement, la dopamine) qui semblent les plus répandues chez les Annélides. Il n'existe encore aucune donnée irréfutable chez les Polychètes. La déduction de M.E. CLARK sur la présence probable d'une catécholamine primaire chez Nephtys est uniquement basée sur la couleur de la fluorescence. Rappelons que les dosages biochimiques n'ont, jusqu'à présent, pas permis de déceler ce groupe de monoamines dans le système nerveux central des Nereis et semblent donc en accord avec nos observations en lumière de Wood. Ces données n'autorisent pas à nier la présence de telles substances mais laissent supposer une rareté relative ; celle-ci explique peut-être les résultats négatifs enregistrés antérieurement (cf. Chapitre VI et DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG 1969 a) dans la recherche de la noradrénaline et de l'adrénaline (méthode de HILLARP et HÖKFELT (1955)); de la monoamine-oxydase (méthode de GLENNER et BROWN (1957)) et, par suite, dans l'absence de réponse des neurones fluorescents à une injection intracoelomique d'iproniazide. Ces mêmes cellules semblent, par contre, réagir à la p-chlorophénylalanine ; le résultat incomplet (persistance de nombreux péricaryones fluorescents dans la chaîne nerveuse) s'explique peut-être par l'utilisation d'une dose unique trop faible ou par une fixation trop rapide.

Il est possible que la 5-hydroxytryptamine, indole-amine si souvent citée dans la littérature, soit responsable de la fluorescence jaune observée chez les Annélides. EHINGER, FALCK et MYHRBERG signalent néanmoins que les techniques qu'ils utilisent ne permettent pas de discerner ce composé de ses dérivés méthylés. Des analyses biochimiques ont effectivement permis de détecter dans la chaîne nerveuse des Nereis non pas de la 5-hydroxytryptamine mais la N-N'-diméthyl-5-hydroxytryptamine (la bufoténine) (DHAINAUT-COURTOIS, CARIDROIT et BISERTE, 1969) ; les procédés techniques utilisés ne seront pas rappelés. Nous nous bornerons à rapporter le schéma relatif à la chromatographie obtenue (Figure 18).

Tableau XIV

Rôles présumés des monoamines biogènes chez les Annélides

	Auteurs et espèces étudiées	Indole-amines	Catécholamines
POLYCHETES	BIANCHI (1965) <u>Diopatra neapolitana</u> ; <u>Perinereis cultrifera</u>	Pas de corrélations entre sécrétion d'indole-amines et neurosécrétion.	
	CLARK (1966) <u>Nephtys caeca</u>	(5-HT) : assoc. à fonction motrice (musc. ; T.D.)	(NA, DA ou dopa) : assoc. à fonction sensorielle, existent dans des cell. sensorielles épidermiques mais ni dans les cirres (chémo-récepteurs), ni dans les antennes, ni dans les n. des yeux post ^{rs} et les n. nucaux.
	DHAINAUT <u>Nereis diversicolor</u> ; <u>Nereis pelagica</u>	(bufoténine) : assoc. à fonction sécréto-motrice dans les neuropiles. en particulier et à fonction motrice sur musc.	(?) : n'existent ni dans l'organe nucaux ni dans "l'organe photorécepteur" (DHAINAUT-COURTOIS, 1965) localisé dans le GGL. sus Oes.
	BIANCHI (1962, 1964, 1965) <u>Octolasion complanatum</u> ; <u>Eisenia foetida</u>	Pas de corrélations entre sécrétion d'indole-amines et neurosécrétion	
	RUDE (1966) <u>Lumbricus terrestris</u>	(5-HT) : assoc. à fonction motrice dans neurones moteurs et interneurones	(CA 1 aires) : assoc. à fonction sensorielle ; existent dans des cell. sensorielles isolées mais non dans des organes sensoriels ou des photorécepteurs
	MYHRBERG (1967) <u>Lumbricus terrestris</u>	(5-HT) : assoc. à fonction motrice (inhibitrice ?) dans neurones moteurs et interneurones	(NA, A et DA) : les cell. adrénérgiques des segments du corps auraient une fonction réceptrice (extéroceptive et peut-être proprioceptive).
OLIGOCHETES	ANDERSON et FANGE (1967) <u>Lumbricus terrestris</u>	(5-HT) : stimule les musc. pariétaux du Lombric	
	BIANCHI (1962, 1965) <u>Hirudo medicinalis</u>	Pas de corrélations entre sécrétion d'indole-amines et neurosécrétion	
	EHINGER, FALCK MYHRBERG (1968) <u>Hirudo medicinalis</u>	(5-HT) : innervation de la musc. (?)	
HIRUDINEES	WELSH et MOORHEAD (1960) SCHAIN (1961) ; KOSTOWSKI (1965) <u>Hirudo medicinalis</u>	(5-HT) : relâche les musc. de la Sangsue	

A, adrénaline ; assoc., associé (e) ; CA, catécholamine (s) ; cell., cellule (1) ; DA, dopamine ; épiderm., épidermique (s) ; g, gramme ; GGL. sus Oes., ganglion sus-oesophagien ; 5-HT, 5-hydroxytryptamine ; musc., muscle (s), musculature ; N., nerf (s) ; NA, noradrénaline ; post^{rs}, postérieurs ; T.D., tube digestif ; 1^{aires}, primaires.

C - ROLES EVENTUELS DES MONOAMINES CHEZ LES ANNELIDES (Tableau XIV)

La démonstration expérimentale de certains rôles des monoamines a pu être réalisée chez les Vertébrés et certains Invertébrés (Arthropodes et Mollusques, en particulier) (pour la bibliographie cf., par exemple, BAUCHAU, 1968).

Chez les Annélides, les travaux sont encore très fragmentaires et il n'existe que peu de liens entre les données morphologiques, biochimiques et physiologiques. Les observations relatives à la répartition des monoamines semblent indiquer qu'au moins chez les Polychètes et les Oligochètes, les cellules synthétisant des catécholamines sont surtout localisées dans le système nerveux périphérique tandis que celles qui produisent une indole-amine appartiennent essentiellement au système nerveux central. M.E. CLARK (1966), RUDE (1966) et MYHRBERG (1967) pensent pouvoir homologuer des cellules présentant une fluorescence verte avec les cellules isolées de nature épidermique dont l'aspect laisse présager une fonction sensorielle. Cette constatation, basée avant tout sur des données morphologiques, permet à ces auteurs d'émettre l'hypothèse que les catécholamines sont impliquées au moins partiellement dans un rôle sensoriel. Il convient toutefois de noter qu'aussi bien chez Nephtys que chez Nereis et Lumbricus, les organes sensoriels spécialisés (tactiles, chimio et photorécepteurs) ne sont généralement pas fluorescents ; ceci implique donc l'intervention d'autres mécanismes, voire de substances médiatrices différentes des monoamines biogènes révélées par la technique de FALCK et OWMAN.

La présence de l'indole-amine possédant une fluorescence jaune (la 5-hydroxytryptamine ou l'un de ses dérivés) pourrait, selon l'avis unanime des auteurs travaillant sur les Annélides, être associée à une fonction motrice. La présence dans les neuropiles de fibres et de terminaisons axonales possédant une fluorescence jaune permet à certains auteurs (M.E. CLARK, 1966 ; RUDE, 1966) d'envisager un rôle d'association ; certaines fibres se rendant d'un ganglion à l'autre de la chaîne nerveuse, appartiendraient à des interneurons. Si l'on admet que les terminaisons présynaptiques observées chez Nereis en microscopie électronique (cf. Chapitre V et DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1969 b) correspondent bien à celles qui présentent une fluorescence jaune, on peut émettre l'hypothèse que l'indole-amine est un médiateur chimique pouvant exercer une fonction sécrétomotrice sur des neurones appartenant non seulement au même type cellulaire (V_b et C_b) mais peut-être aussi sur les cellules neurosécrétrices sensu stricto (cellules I ("a", et "c" en partie, de B. SCHARRER, 1936, 1937) et cellules II (DHAINAUT-COURTOIS, 1968 b).

L'intervention de la 5-HT dans la contraction musculaire a été largement envisagée par EHINGER et al. (1968) en particulier. Ceux-ci pensent qu'ils peuvent raisonnablement considérer que les terminaisons axonales à fluorescence jaune observées sur la musculature de Hirudo medicinalis appartiennent aux neurones de la chaîne ; il n'existe dans cette partie du corps aucun autre péricaryone fluorescent et RETZIUS (1891) a montré par des colorations au bleu de méthylène que les axones des "cellules géantes" se ramifient parmi les cellules musculaires. Selon EHINGER et al., aucune jonction neuromusculaire susceptible d'être interprétée comme étant de type 5-hydroxytryptaminergique n'a jusqu'à présent été décrite chez les Annélides. Mais, comme il n'y a pas de structures autres que les cellules musculaires (les muscles ne sont pas vascularisés) que les fibres nerveuses puissent innerver, il semble évident qu'il existe une innervation motrice 5-hydroxytryptaminergique chez Hirudo medicinalis. La suggestion d'une telle innervation serait, selon ces auteurs, supportée par l'observation d'un effet inhibiteur de la 5-HT sur les contractions de la Sangsue (WELSH et MOORHEAD, 1960 ; SCHAIN, 1961 ; KOSTOWSKI, 1965) ; cette substance ayant sur ce matériel un effet antagoniste de celui de l'acétylcholine (SCHAIN, 1961). ANDERSON et FÄNGE (1967) ont, par contre, constaté une stimulation des muscles pariétaux du lombric par la 5-HT. Appuyant son hypothèse sur cette donnée physiologique, MYHRBERG suggère aussi une innervation motrice 5-hydroxytryptaminergique chez les Oligochètes. Aucune fluorescence jaune n'a, jusqu'à présent, été observée sur la musculature de Lumbricus mais l'existence de cette fluorescence dans les nerfs segmentaires serait, pour MYHRBERG, l'indice d'une telle innervation. Chez le Polychète Nephtys, M.E. CLARK décrit une fluorescence jaune dans des neurones du ganglion cérébral et de la chaîne nerveuse, dans les nerfs segmentaires, la paroi intestinale et dans des amas de granules localisés au niveau de la lame basale où s'insèrent les fibres musculaires. Ces dernières formations correspondraient à des plaques motrices et les neurones contenant vraisemblablement de la 5-HT seraient moteurs. EHINGER et al. (1968) conseillent néanmoins une grande prudence dans l'interprétation de tels amas fluorescents qui ne prouvent pas une innervation motrice 5-hydroxytryptaminergique, la présence de terminaisons axonales parmi les cellules musculaires de Nephtys n'ayant pas, jusqu'ici, été démontrée. Les images obtenues en microscopie électronique pour Nereis (Chapitre V et DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1969 b) permettent d'affirmer la présence de plaques motrices situées essentiellement, comme l'a constaté M.E. CLARK chez

Nephthys, au niveau de la lame basale. Ce ne sont encore que des déductions basées uniquement sur des analogies morphologiques qui laissent envisager que les terminaisons axonales localisées sur la musculature appartiennent à des péricaryones observés dans le système nerveux central et qui présentent vraisemblablement la fluorescence jaune. De plus, étant donné la dimension restreinte des plaques motrices (inférieure à 20 μ , avec deux types de fibres) et l'abondance, chez les Nereis, du matériel autofluorescent, il est impossible d'affirmer que les points fluorescents n'apparaissent pas si la pièce n'a pas été soumise aux vapeurs de formol. C'est pourquoi, malgré de fortes présomptions en faveur d'une telle innervation, d'autres critères, d'ordre physiologique en particulier, sont encore nécessaires pour conclure définitivement à l'intervention du dérivé méthylé de la 5-hydroxytryptamine (la bufoténine) trouvé par voie biochimique (DHAINAUT-COURTOIS, CARIDROIT et BISERTE, 1969). Il convient également de rappeler que des terminaisons provenant d'une autre catégorie de neurones (V_a et C_a) existent en plus grand nombre aussi bien au niveau de la musculature que dans les neuropiles (Chapitre V et DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1969 b). Nous avons déjà émis l'hypothèse que ces dernières peuvent contenir un deuxième médiateur chimique, l'acide γ amino-butyrrique découvert également par voie biochimique (DHAINAUT-COURTOIS, CARIDROIT et BISERTE (1969) ; ceci semble toutefois contraire aux observations de FLOREY et FLOREY (1965) qui, chez Abarenicola pacifica, n'ont pu démontrer le rôle de ce composé au niveau de la jonction neuromusculaire.

IV - CONCLUSION

De la comparaison entre des travaux réalisés dans les différentes classes d'Annélides, il apparaît que les monoamines biogènes, les indole-amines en particulier, sont largement représentées chez ces animaux mais que les avis relatifs aux rôles de ces neurohumeurs sont encore très hypothétiques.

La concordance des résultats obtenus parallèlement chez les Hirudiniées, les Oligochètes et les Polychètes laissent présager de leur exactitude. Les déductions de EHINGER et al. basées sur l'étude morphologique du système nerveux de Hirudo medicinalis sont assurément très séduisantes. Les observations réalisées à la fois aux microscopes photonique, électronique et à lumière de Wood permettent d'envisager avec une certaine certitude l'existence non pas de un mais de deux médiateurs chimiques non seulement dans les neuropiles mais au niveau de la musculature des Nereis. Nous ne pouvons toutefois

les assimiler aux deux composés (bufoténine et acide γ -amino-butyrique) découverts biochimiquement. Les preuves physiologiques font encore défaut. Les résultats relatifs à l'action de la 5-HT chez Lumbricus et Hirudo peuvent être provoqués par un effet mimétique de cette substance ; ils ne constituent donc pas non plus une preuve irréfutable de l'intervention de la 5-HT dans la contraction musculaire chez ces Annélides. Les rôles présumés des monoamines biogènes chez les Annélides sont rapportés dans le tableau XIV.

DISCUSSION GENERALE

SIGNIFICATION PHYSIOLOGIQUE DES TYPES CELLULAIRES DECRITS COMPARAISON AVEC D'AUTRES ANNELIDES

Le rôle endocrine du ganglion sus-oesophagien des Nereidae dans les processus de sexualisation, de régénération, est connue depuis longtemps (DURCHON, HAUENSCHILD (in DURCHON, 1967)). Il convenait de rechercher les éléments cellulaires impliqués dans l'élaboration des facteurs responsables.

Jusqu' alors, les principales données relatives aux cellules sécrétrices du cerveau de ces Annélides Polychètes étaient uniquement basées sur des observations réalisées au microscope photonique, après utilisation de méthodes de coloration souvent peu polychromes (B. SCHARRER, 1936, 1937 ; DEFRETIN, 1952 à 1959 ; HERLIANT-MEEWIS et VAN DAMME, 1962 b).

La mise au point, plus récente, de techniques mieux adaptées à l'étude du matériel sécrétoire (neurosecrétion sensu stricto et monoamines biogènes, en particulier) et l'emploi du microscope électronique, ont été d'un précieux secours dans la réalisation de cette étude morphologique.

Celle-ci ~~en~~^{a eu} pour objet :

1° - l'ensemble des neurones répartis dans le système nerveux central ; il est apparu, en effet, que cet examen comparé permettrait d'obtenir une meilleure définition des types cellulaires caractéristiques du cerveau.

2° - le complexe cérébrovasculaire, déjà soupçonné par BOBIN et DURCHON (1952) d'être le site de l'élimination dans le sang du facteur inhibiteur de la maturation des produits génitaux mâles et femelles et de l'épitoquie.

I - Avant d'envisager la signification physiologique des différentes catégories cellulaires qui ont été décrites, nous rappellerons brièvement quelques constatations qui semblent devoir retenir notre attention.

A - LA LOCALISATION DES TYPES CELLULAIRES les plus caractéristiques réclame celle des groupes cellulaires (Figures 19 et 20).

Il n'existait, à notre connaissance, aucune description détaillée de la chaîne nerveuse ; l'observation de plusieurs espèces de Nereidae, réalisée en collaboration avec WAREMBOURG (1967), a permis de définir la position d'un certain nombre de groupes cellulaires présents dans chaque ganglion.

L'accord n'étant pas toujours établi sur la position des différents

groupes cellulaires (noyaux ganglionnaires, selon la terminologie préconisée par GABE (communication personnelle)) du ganglion sus-oesophagien (HANSTRÖM, 1927, 1928 ; HÉRIANT-MEEWIS et VAN DAMME, 1962 b ; GOLDING, 1967 c), il nous a semblé intéressant de donner, en introduction à notre travail, la traduction des descriptions de HOLMGREN (1916) ; celles-ci servent généralement de base à toute étude relative à cette partie du système nerveux central mais donnent lieu à des interprétations multiples. L'examen comparé de cerveaux apporte certaines précisions au sujet de l'emplacement des noyaux les plus controversés ; il faut toutefois noter que l'intrication des noyaux 19, 20 et 22 qui contribue à la formation d'une sorte "d'organe cérébral", un peu comparable à celui décrit chez les Oligochètes terricoles par B. SCHARRER et HARMS (in DURCHON, 1967), oblige à une terminologie peut-être arbitraire.

B - LES COMPARAISONS ENTRE LES DIFFÉRENTES CATEGORIES CELLULAIRES PRESENTES DANS LE GANGLION SUS-OESPHAGIEN (I-VI) ET DE LA CHAÎNE NERVEUSE (A.C.) montrent qu'il existe des cellules caractéristiques de chacune de ces deux parties du système nerveux central :

1) Cellules I, II, A et B

Contrairement à ce que laissent supposer les premières observations faites au microscope photonique (DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1967), il est très improbable que les cellules neurosécrétrices sensu stricto I (a et b) et II aient des homologues dans la chaîne nerveuse. Si un rapprochement, basé sur l'infrastructure, a pu être effectué entre certains neurones I_c et les cellules A, il convient de remarquer que ces dernières sont néanmoins beaucoup plus fuchsinophiles.

2) Cellules III, IV et VI

Celles-ci sont l'apanage du ganglion sus-oesophagien ; associées à des organes sensoriels, elles témoignent de la prépondérance de cette partie du système nerveux central dans la réception et l'intégration des stimuli externes.

L'apport de la microscopie électronique dans l'interprétation des cellules IV (cellules "d", selon B. SCHARRER, 1936) mérite d'être souligné. Celles-ci étaient, jusqu'alors, considérées comme neuroglandulaires ("Drüsen-nervenzellen", selon B. SCHARRER, 1936) ; il est bien établi actuellement que les cellules IV sont associées à des cellules neurosensorielles de type

photorécepteur. L'hypothèse relative à l'intervention éventuelle dans la réception des stimuli lumineux de la "sécrétion" présente dans les vacuoles des cellules IV reste cependant à vérifier.

Il convient également de rappeler que la ramification des organites ciliaires portés par l'extrémité des prolongements apicaux des cellules neurosensorielles n'est pas classique. Dans un organe photorécepteur, les processus de type ciliaire donnent souvent naissance, par évagination membranaire, à des microvilli ou à des empilements de disques ; la formation d'organites "fils" pourvus de doublets de tubules est beaucoup plus rare.

C - LES SUBSTANCES FUCHSINOPHILES N'ONT CERTAINEMENT PAS TOUTES LA MEME SIGNIFICATION. Nous n'insisterons pas sur le fait, maintenant bien connu, que certaines enclaves contenues dans les éléments névrogliques (les lipofuscines, par exemple) présentent un caractère fuchsinophile indiscutable.

1) Cellules I (a et b) et A

Nous avons déjà mentionné des dissemblances infrastructurales entre les cellules neurosécrétrices I (a et b) du cerveau et A de la chaîne nerveuse. L'aspect des grains élémentaires et surtout la localisation des terminaisons axonales sont différentes : les axones des cellules I (a et b) contribuent très probablement à la formation du complexe cérébrovasculaire ; la sécrétion des cellules A est, au moins partiellement, acheminée par voie nerveuse vers les organes cibles.

2) Cellules I_c

Le problème des cellules fuchsinophiles I_c du cerveau reste posé. Il convient de rappeler qu'une catégorie cellulaire, peut-être analogue, a été observée dans le cerveau de certaines Hirudinées ; HAGADORN et al. (1963) mentionnent, en effet, en plus de cellules fuchsinophiles neurosécrétrices sensu stricto (α_1 et α_2), des cellules α_3 . Il est possible qu'une analogie basée également sur des critères purement morphologiques, puisse, dans un avenir proche, être établie avec certaines cellules A décrites chez des Oligochètes terricoles par TEICHMANN, AROS et VIGH (1966). On sait que ces auteurs ont distingué trois catégories de cellules fuchsinophiles (A₁, A₂ et A₃) la nature de ces dernières n'est pas encore complètement établie.

La signification des neurones sécréteurs (I_c et α_3) qui semblent représenter, morphologiquement, une transition entre les cellules neurosécrétrices sensu stricto et les neurones "ordinaires" est actuellement inconnue.

3) Cellules V (a et b), C (a et b)

Il a été postulé que certains neurones "ordinaires" (V_a et b) C_a et b) peuvent également être l'origine de traînées fuchsinophiles visibles dans les neuropiles ; ces cellules possèdent des terminaisons axonales renfermant probablement des médiateurs chimiques non cholinergiques (GERSCHENFELD, 1963, 1966 ; B. SCHARRER, 1969). Les confrontations des résultats obtenus en microscopie photonique et électronique, au microscope à lumière de Wood après utilisation de la technique de FALCK et al. (1962) pour la recherche des monoamines biogènes, semblent indiquer que les neurones V_b et C_b peuvent être impliqués dans l'élaboration d'une indole-amine.

Les problèmes posés par cette constatations sont de plusieurs ordres :

a - il a rarement été signalé que des cellules présentant un caractère fuchsinophile puissent élaborer une monoamine biogène ; un exemple analogue a néanmoins été cité chez Lumbricus (RUDE, 1966) ;

b - la nature chimique des substances du type sérotonine révélées par la technique de FALCK et al. (1962) n'est peut-être pas complètement déterminée. Chez les Invertébrés comme chez les Vertébrés, le nom de 5-hydroxytryptamine (5-HT), identifiée souvent à la sérotonine dont elle représente effectivement la quasi totalité de l'activité physiologique, est souvent retenu. Certains auteurs qui ont conclu à la présence de ce composé, chez les Annélides ^{en} particulier (EHINGER, FALCK et MYHRBERG, 1968), signalent toutefois l'impossibilité qu'ils ont rencontrée de distinguer la 5-HT de ses dérivés méthylés. Il paraît donc possible d'admettre que la N-N'-diméthyl-5-hydroxytryptamine (la bufoténine) découverte biochimiquement chez les Nereis (DHAINAUT-COURTOIS, CARIDROIT et BISERTE, 1969) est responsable de la fluorescence jaune obtenue. Ce composé a rarement été décelé dans le règne animal et encore s'agit-il le plus souvent de cas particuliers (nématocytes des Cœlentérés, peau des Batraciens, venin de serpents (WELSCH, 1966), urine des Vertébrés (ERSPAMER, 1957)). Il convient toutefois de noter que, récemment, MORGAN et MANDELL (1969) ont isolé du cerveau de poulet, dépourvu des glandes pituitaire et pinéale, l'indole (éthyl) amine N-méthyltransférase. Après ultracentrifugation discontinue en gradient de sucrose, cette enzyme est localisée dans le surnageant et dans les zones correspondant aux aires des

synaptosomes. C'est la première démonstration de la présence dans le cerveau d'une enzyme que les auteurs ont d'ailleurs retrouvée chez le rat et chez l'homme. Cette importante découverte laisse envisager que la bufoténine n'est pas caractéristique de certaines Polychètes mais que sa répartition dans le tissu nerveux est peut-être beaucoup plus large ;

c - la localisation sub-cellulaire de l'indole-amine du type sérotonine est l'un des problèmes qui, à l'heure actuelle, passionne le plus les neurocytologistes.

Il paraît bien établi que ce composé est essentiellement réparti dans des particules sédimentables (WELSH, 1958), différentes de celles qui renferment l'acétylcholine (COTTRELL, 1966). La nature de ces vésicules est toutefois encore controversée. Selon GRILLO (1966), des neurones du cerveau des Mammifères connus par ailleurs pour synthétiser de la sérotonine (FUXE et al., 1965 ; AGHAJANIAN et BLOOM, 1966 a et b), contiennent des vésicules ayant 800 à 1200 Å de diamètre avec degré variable de densité interne aux électrons ; ces dernières pourraient donc être liées au transport de la monoamine. D'autres auteurs contestent cette possibilité ; Zs. NAGY et al. (1965), après examen au microscope électronique de différentes fractions d'homogénat de ganglions d'Anodonta, concluent que la 5-hydroxytryptamine n'est pas associée aux vésicules à coeur dense mais qu'elle serait localisée dans le réticulum endoplasmique.

HÖKFELT (1968), dans une très belle étude de neurones de rats albinos, est beaucoup moins catégorique et ne nie pas a priori l'association possible de la 5-HT avec les grandes vésicules granuleuses. Selon cet auteur, l'existence très probable de ces dernières dans des cellules nerveuses ne contenant pas de monoamines interdit toutefois de les considérer comme étant spécifiques des neurones monoaminergiques (FUXE et al., 1965, 1966). HÖKFELT a pu montrer expérimentalement que les petites vésicules granuleuses (diamètre voisin de 500 Å) sont caractéristiques des neurones monoaminergiques des systèmes nerveux central et périphérique et représentent les principaux sites de stockage des monoamines. Selon cet auteur, seules les petites vésicules sont situées au voisinage immédiat de la membrane présynaptique et peuvent donc être considérées comme étant des vésicules synaptiques.

En l'absence de données autoradiographiques satisfaisantes, il nous est malheureusement impossible d'émettre une opinion. L'emploi de la 5-hydroxytryptamine marquée, utilisée, selon les conseils de DROZ (communication personnelle), comme précurseur éventuel de la bufoténine, n'a en effet

donné que des résultats imprécis dus, au moins partiellement, au caractère hydrosoluble de la substance. Ces résultats sont assez analogues à ceux qu'ont obtenus TAXI et GAUTRON (1969) lors d'un essai de localisation sub-cellulaire de la sérotonine au niveau des nerfs cardiaques de l'Aplysie ; l'utilisation du précurseur marqué a provoqué une incorporation au niveau de structures trop diverses pour qu'aucune conclusion puisse être tirée.

Nous insisterons néanmoins sur le fait que, chez les Nereidae, ce sont des neurones chargés de grains élémentaires ayant un diamètre voisin ou supérieur à 1300 Å et un contenu hétérogène qui semblent impliqués dans l'élaboration d'une indole-amine ; les terminaisons axonales de ces éléments cellulaires sont caractérisées en outre par l'accumulation, au niveau des points présynaptiques, de petites vésicules claires. Nos observations réalisées chez des Nereis rejoignent donc, au moins partiellement, celles de HÖKFELT.

D - LES OBSERVATIONS REALISEES AU MICROSCOPE ELECTRONIQUE PERMETTENT, DES MAINTENANT, D'AFFIRMER LA PRESENCE, CHEZ LES NEREIDAE, DE CELLULES NEUROSECRETICES SENSU STRICTO (I_a et b) et II).

Celles-ci sont uniquement localisées dans le ganglion sus-oesophagien ; leurs principales caractéristiques sont résumées dans le tableau XV.

E - QUELQUES CONSTATATIONS RELATIVES A LA STRUCTURE DU COMPLEXE CEREBROVASCULAIRE MERITENT D'ETRE SOULIGNEES

1) Contrairement aux terminaisons axonales des neurones monoaminergiques, celles des cellules neurosécrétrices ne présentent pas de figures présynaptiques typiques ; le matériel neurosécrétoire est très vraisemblablement éliminé dans les espaces intercellulaires par exocytose.

2) Les axones des cellules neurosécrétrices ne sont jamais en contact avec le réseau vasculaire sous-jacent ; ils en sont séparés par la couche des cellules infracérébrales. Celles-ci, topographiquement au moins, semblent donc représenter un relai entre le tissu nerveux et le vaisseau sanguin. La signification d'un tel contact entre éléments neurosécrétoires et cellules d'origine mésodermique probable a déjà été discutée (chapitre IV) ; une comparaison a pu être opérée avec quelques structures analogues décrites aussi bien chez les Invertébrés que chez les Vertébrés.

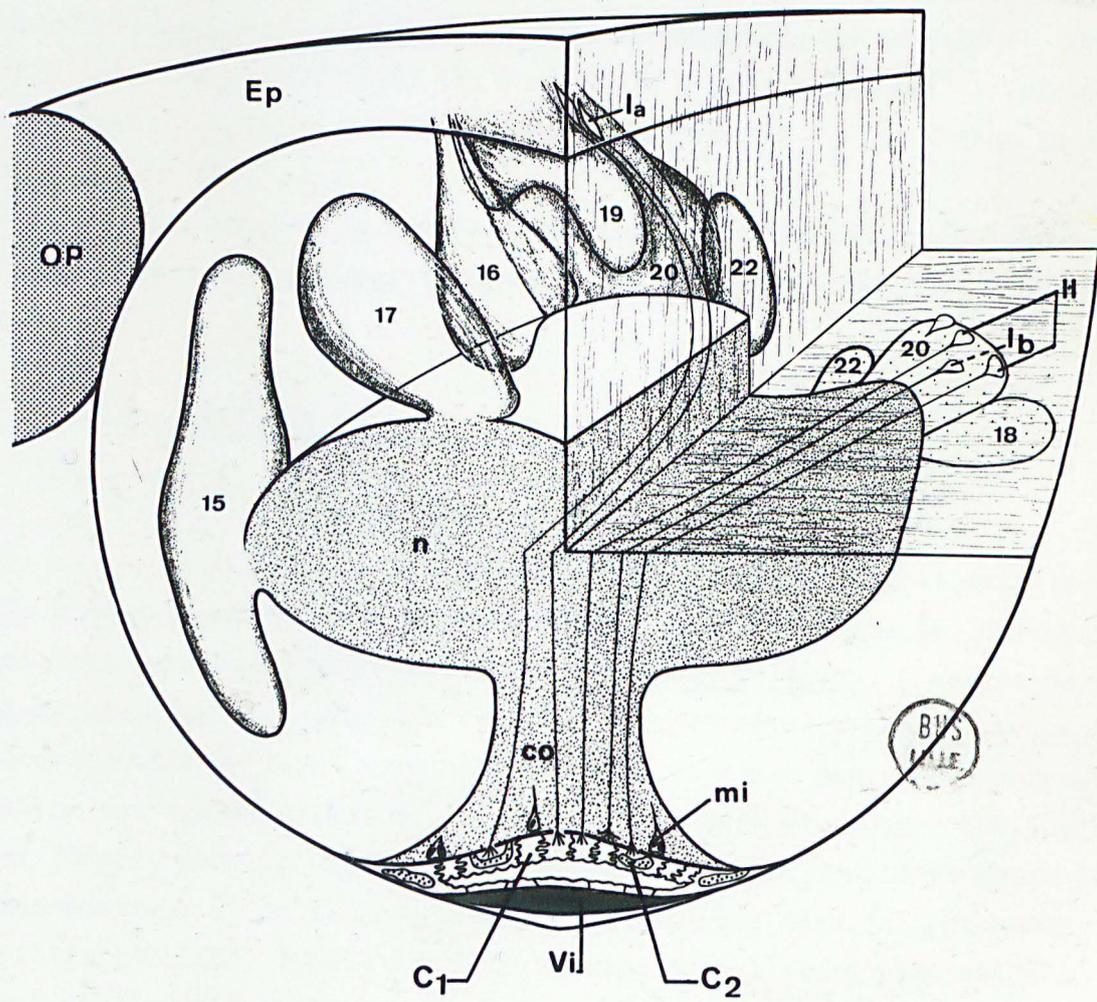
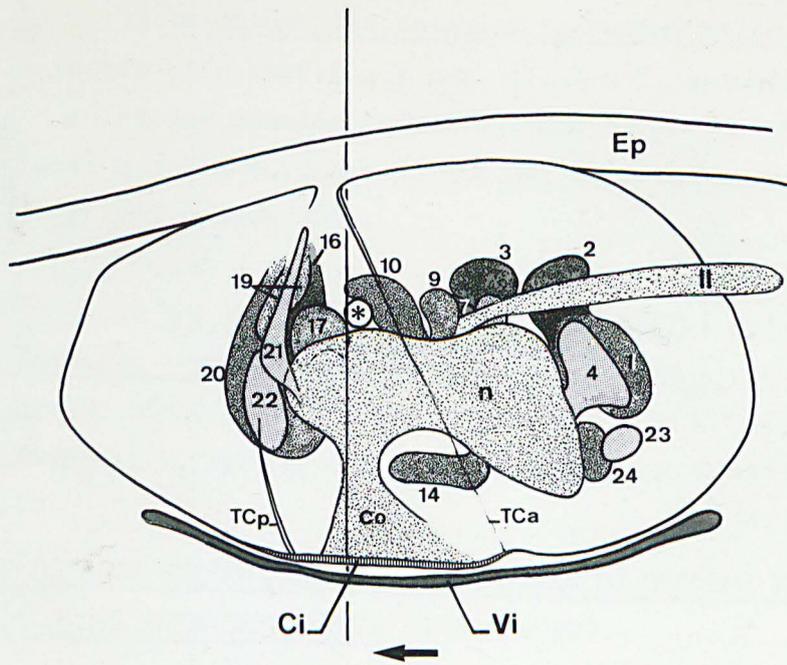
Figure 19

Représentation schématique de coupes sagittale et parasagittales du ganglion sus-oesophagien et du complexe cérébrovasculaire de Nereis pelagica. Projection sur le plan latéral ; la flèche indique la direction céphalo-caudale. Les chiffres arabes désignent les noyaux ganglionnaires ; les noyaux les plus foncés sont ceux qui ont la position la plus latérale ; II, nerf antennaire II ; C₁, cellules infracérébrales C₁ et C₂ ; co, cône fibreux intracérébral ; Ep, épiderme ; n, neuropile ; TCa, TCp, tubes coelomiques antérieur et postérieur ; astérisque, commissure optique ; le trait vertical représente le plan de coupe de la figure 20.

Figure 20

Partie postérieure du ganglion sus-oesophagien et du complexe cérébrovasculaire supposée transparente et observée dans le sens céphalocaudal ; la section a été réalisée au niveau indiqué sur la figure 19. Le quart supérieur, situé à droite sur le schéma, a été enlevé ; les noyaux 18, 20 et 22 apparaissent coupés horizontalement.

Remarquer la position des différents noyaux ganglionnaires et celles des cellules neurosécrétrices I_a, I_b et II ; les trajets axonaux sont suivis jusqu'au niveau des cellules infracérébrales C₁ et C₂ ; co, cône fibreux intracérébral ; Ep, épiderme ; mi, terminaisons chargées de mitochondries ; n, neuropile ; OP, oeil postérieur ; Vi, vaisseau sanguin infracérébral.



3) La nature des cellules infracérébrales reste partiellement posée. S'il paraît bien établi que les cellules C_2 synthétisent une substance peptidique, seules des données morphologiques permettent actuellement d'émettre l'hypothèse que les cellules C_1 ont une activité glandulaire et que le produit élaboré est un stéroïde.

4) Les évolutions des divers éléments cellulaires présents au niveau du complexe cérébrovasculaire ne sont pas synchrones. Les données relatives aux cycles sécrétoires, d'une grande importance pour l'interprétation des rôles respectifs, seront envisagées dans un autre paragraphe (II, B).

II - SIGNIFICATION PHYSIOLOGIQUE DES NEURONES DU SYSTEME NERVEUX CENTRAL ET DES CELLULES INFRACEREBRALES (Tableau XV)

Nous envisagerons successivement le cas des cellules dont l'activité neurosécrétoire sensu stricto (selon la terminologie de KNOWLES et BERN, 1966) paraît très improbable (III, IV, V et C, VI), puis celui des cellules neurosécrétrices I et II et des cellules infracérébrales C_1 et C_2 dont le fonctionnement semble lié.

En l'absence de données expérimentales, il nous sera impossible d'émettre une hypothèse relative aux cellules sécrétrices A et B de la chaîne nerveuse.

A - CELLULES III, IV, V et C, VI

1) Cellules III

Celles-ci ne correspondent à aucune catégorie cellulaire décrite antérieurement par d'autres auteurs. Localisées dans le "noyau nucal", elles sont particulièrement développées chez N. pelagica. L'aspect de leur péricaryone rappelle celui des cellules neurosécrétrices sensu stricto mais la localisation de leurs terminaisons axonales n'est pas encore connue. Leur fonction est également encore énigmatique. On sait simplement que l'organe nucal (décrit dans le chapitre III) est généralement considéré comme étant chimiorécepteur et qu'il joue probablement un rôle dans les processus de nutrition (RULLIER, 1950). Son intervention dans l'attraction sexuelle au moment de l'essaimage est, par contre, très restreinte (BOILLY-MARER, 1968, 1969 a et b).

2) Cellules IV

Nous avons mentionné lors de l'étude de l'organe présumé photorécepteur (cf. chapitre III) que les cellules IV ne sont certainement pas des neurones mais qu'elles sont intimement associées à des cellules neurosensorielles de type photorécepteur. La présence, chez les Nereis, d'un tel organe sensoriel de type ciliaire a longuement été discutée précédemment ; son action possible sur les processus neurosécrétoires sera envisagée plus loin (B 3)

3) Cellules V et C

Les neurones "ordinaires" sont de loin les plus nombreux. BULLOCK et HORRIDGE (1965) mentionnent qu'il existe peu de motoneurones chez les Nereidae ; selon ces auteurs, le cerveau est essentiellement une aire de réception des fibres des nerfs sensitifs et comporte une quantité importante d'interneurones qui intègrent probablement l'influx et forment des commandes descendantes.

Parmi ces neurones, deux catégories (V_a et C_a , V_b et C_b), caractérisées par de nombreuses terminaisons axonales présynaptiques typiques, ont retenu notre attention.

a) Cellules V_b et C_b

L'éventualité d'une élaboration par ces cellules d'un dérivé méthylé de la 5-hydroxytryptamine (la bufoténine) a été discutée précédemment.

Il est, dans l'état actuel des connaissances, tentant de postuler que la bufoténine peut, au moins dans certains cas, avoir une signification physiologique voisine de celle de la 5-HT. Cette dernière a été très étudiée depuis quelques années ; l'emploi combiné de nombreuses méthodes d'investigation (pour la bibliographie, cf., par exemple, BAUCHAU, 1968) a permis de lui attribuer un très large éventail d'influences diverses chez les Vertébrés et certaines formes évoluées d'Invertébrés.

Certains auteurs ont pu saisir le mécanisme d'action de ce composé à l'échelle moléculaire ; dans un nombre appréciable de cas, la 5-HT copierait ou s'opposerait à l'action de certaines hormones peptidiques en agissant en particulier sur la concentration en 3', 5'-adénosine monophosphate des tissus.

Dans sa revue relative aux rôles de la sérotonine dans le règne animal, BAUCHAU (1968) conclut que "Les recherches modernes ont donc réussi à reconstituer deux modes d'action hormonale, grâce à une enquête proprement zoologiques, s'adressant à l'ensemble du règne animal et non cantonnée dans l'examen exclusif de quelques genres mammaliens. Derrière l'extrême diversité apparente des animaux se révèlent ainsi peu à peu les articulations majeures de leur organisation physiologique qui met en oeuvre un nombre limité de mécanismes opérationnels fondamentaux".

Chez les Nereidae, la localisation dans les neuropiles des terminaisons axonales des neurones V_b et C_b peut laisser envisager non seulement une fonction de relai (interneurones) mais aussi un rôle sécrétomoteur s'exerçant sur les fibres neurosécrétoires voisines. Ces constatations rejoignent celles de B. SCHARRER (1967). Selon cet auteur, les terminaisons axonales de morphologie analogue à la fibre B décrite par KNOWLES (1965) peut influencer la décharge de neurohormones peptidiques au niveau des terminaisons des fibres A dans les organes neurohémaux des Vertébrés et des Invertébrés. La présence de terminaisons axonales de même type au niveau des jonctions neuromusculaires semble plaider en faveur d'une fonction motrice. Cette dernière constatation est en accord avec les résultats des travaux^{de} M.E. CLARK (1966), RUDE (1966), MYHRBERG (1967) réalisés chez d'autres Annélides ; en se basant sur des critères morphologiques, cyto- et biochimiques, ces auteurs émettent l'hypothèse que les indole-amines et les catécholamines interviennent en tant que médiateurs chimiques respectivement dans les fonctions motrice et sensorielle.

Il convient enfin de souligner que de grands neurones "ordinaires", correspondant peut-être à des neurones V_b et C_b et localisés essentiellement dans le noyau 14 du ganglion sus-oesophagien et dans les groupes médian et très postérieur de chaque ganglion de la chaîne nerveuse, présentent des modifications de leur cycle sécrétoire corrélatives des processus de régénération. Ces observations rappellent en partie des descriptions antérieures, relatives au cerveau de N. diversicolor (CLARK et BONNEY, 1960 ; HERLANT-MEEWIS et VAN DAMME, 1962 b) ; elles semblent également confirmées par une étude expérimentale (BOILLY et COMBAZ, 1970) qui démontre le rôle "trophique" et organisateur de la chaîne nerveuse des Nereis dans la régénération.

L'éventualité de l'intervention de monoamines dans de tels processus a également été mentionnée pour l'Oligochète Lombricien, Eisenia foetida unicolor (CHAPRON, 1969).

b) Cellules V_a et C_a

Il serait tentant de supposer que ces neurones synthétisent d'autres monoamines du type catécholamine. En fait, les résultats négatifs obtenus par les méthodes cytochimiques et biochimiques lors de la recherche de tels composés dans le système nerveux central pourraient s'expliquer par la présence d'une quantité relativement faible. L'abondance des terminaisons V_a et C_a et leur répartition analogue à celles des terminaisons V_b et C_b semblent indiquer que les neurones qu'elles caractérisent ne sont pas impliqués dans l'élaboration de catécholamines et qu'elles possèdent une fonction motrice.

Nous avons déjà émis l'hypothèse que les cellules V_a et C_a pourraient contenir l'acide γ -aminobutyrique décelé biochimiquement (DHAINAUT-COURTOIS, CARIDROIT et BISERTE, 1969) ; les données relatives à la localisation subcellulaire de ce composé sont encore trop imprécises pour étayer ou infirmer cette conception basée :

- d'une part, sur la signification possible de l'acide γ -aminobutyrique en tant que médiateur chimique (GERSCHENFELD, 1966),

- d'autre part, sur l'intervention éventuelle de cette substance au niveau des jonctions neuromusculaires ; on sait que si, jusqu'à présent, cette action de l'acide γ -aminobutyrique n'a pu être démontrée chez la Polychète Abarenicola pacifica (FLOREY et FLOREY, 1965), celle-ci paraît, par contre, bien établie chez d'autres Invertébrés, les **Arthropodes**, en particulier (cf., par exemple, USHERWOOD et GRUNDFEST, 1965 ; USHERWOOD, 1967 ; MORIN et ATWOOD, 1969), mais aussi certaines Annélides (ITO et al., 1969).

4) Cellules VI

L'examen de ces petits neurones caryochromes n'a pas été réalisé d'une façon systématique. Trois groupes ont pu être observés. L'un est formé par les trois paires de corpora pedunculata dont les relations étroites avec les nerfs palpaux ont pu être démontrées (chapitre I). Comme nous l'avons déjà relaté, les auteurs s'accordent généralement (cf. BULLOCK et HORRIDGE, 1965) pour considérer les neurones de ces trois premiers noyaux ganglionnaires comme étant des cellules d'association, homologues de celles des corpora pedunculata des Arthropodes. Nous pensons que les petites cellules des noyaux 18 et 16 en particulier pourraient avoir un rôle analogue. Rappelons que les cellules du noyau 16 sont voisines de l'organe présumé photorécepteur (noyau 19) et des cellules neurosécrétrices I_a (noyau 20) tandis que les cellules du noyau 18 sont associées aux cellules III ou ;

tout au moins, à l'organe nuchal.

B - CELLULES NEUROSECRETICES I ET II ET CELLULES INFRACEREBRALES

C₁ ET C₂

Les données expérimentales actuelles (pour la bibliographie, cf. PORCHET, 1970) semblent démontrer qu'un seul facteur endocrine, d'origine cérébrale et déversé dans le sang au niveau du complexe cérébrovasculaire, peut contrôler l'ensemble des processus de sexualisation et de croissance. La présence de plusieurs éléments cellulaires (dont deux neurosécrétoires), à la base du ganglion sus-oesophagien, rend délicate la localisation exacte des cellules responsables. Avant de discuter les rôles éventuels des cellules neurosécrétrices et infracérébrales, nous rappellerons brièvement leur cycle sécrétoire et envisagerons les rapports possibles entre ces différents éléments.

1) Cycles sécrétoires

a) Cellules neurosécrétrices

L'examen au microscope électronique des péricaryones et des fibres nerveuses des cellules neurosécrétrices I et II permet d'envisager avec quelque certitude que les activités sécrétoires ne sont pas synchrones.

Les observations n'ont, jusqu'ici, été réalisées qu'aux périodes les plus marquantes de la vie des Nereis et dénommées arbitrairement stades 1 à 4 :

- Stade 1 : N. indifférenciée sexuellement (14 métamères),
- Stade 2 : stade précédant l'apparition des produits génitaux dans le coelome,
- Stade 3 : N. d'âge moyen (diamètre ovocytaire voisin de 70 μ pour les femelles),
- Stade 4 Heteronereis ; les courbes obtenues (cf. Figure 21)

manquent encore de précision. Il a néanmoins été remarqué que la sécrétion des cellules I (a et b) n'est vraiment abondante qu'au stade 2 qui vient d'être défini ; si l'activité des cellules I_a, quoique très diminuée, persiste quelque peu au stade 3, celle des cellules I_b semble s'être définitivement interrompue.

Le matériel élaboré par les cellules II est déjà bien représenté au niveau du complexe cérébrovasculaire de vers arrivés au stade 2. A l'inverse de celle des cellules I, la sécrétion maximale n'est toutefois atteinte

qu'au stade 3 ; celle-ci se ralentit ensuite légèrement jusque chez l'Heteronereis (stade 4).

b) Cellules infracérébrales C₁ et C₂

Comme les cellules neurosécrétrices, les deux catégories cellulaires qui représentent l'ensemble du tissu infracérébral n'ont pas une évolution identique. L'activité des cellules C₂, très grande chez les vers indifférenciés sexuellement, décroît rapidement chez l'animal d'âge moyen pour s'annuler vraisemblablement chez l'Heteronereis. L'évolution des cellules C₁ est inverse. L'aspect des mitochondries et du réticulum endoplasmique semble indiquer que leur activité maximale est atteinte chez l'animal sub-mature ; la présence de corps très denses présumés être des cytolysomes par analogie morphologique avec les figures décrites par BEAULATON (1967) et de formations intranucléaires anormales dans les cellules situées dans la région médiane de la gouttière infracérébrale permet d'envisager que celles-ci présentent peut-être un début de dégénérescence ; leur sécrétion continue néanmoins. Cet aspect se manifeste dans la région où sont situés la majorité des axones appartenant au type II mais il convient de noter que la différenciation des cellules C₁ se faisant dans la direction latéromédiane, certains éléments cellulaires situés latéralement ont encore des caractères voisins de ceux des cellules peu différenciées ; la forme est toutefois beaucoup plus cylindrique chez la jeune Nereis.

2) Rapports entre cellules neurosécrétrices et infracérébrales

L'étude comparée des cycles évolutifs des terminaisons axonales et corrélativement des cellules neurosécrétrices I_a, I_b et II, d'une part, et des cellules infracérébrales, d'autre part, permet les constatations suivantes :

a) Les activités des cellules I_a, I_b et C₂ sont presque synchrones

Notre examen préliminaire réalisé sur une jeune Nereis de quatorze métamères semble néanmoins indiquer que les cellules fuchsinophiles sont peut-être déjà chargées de matériel neurosécrétoire tandis que les cellules infracérébrales sont encore indifférenciées. L'activité des cellules I commence donc vraisemblablement très tôt chez la larve, passe par un stade maximal chez le ver indifférencié sexuellement puis diminue rapidement chez

l'animal d'âge moyen. Les cellules C_2 se développent un peu plus tardivement, leur activité également maximale chez la Nereis dépourvue de produits génitaux dans le coelome se poursuit probablement plus longtemps que celle des cellules I. Chez l'Heteronereis, ces deux types cellulaires semblent toutefois inactifs, les cellules I, en particulier.

Les cellules II et C_1 présentent un cycle parallèle mais différent de celui des cellules I et C_2 . Leur différenciation doit être à peu près synchrone de celle des cellules C_2 , c'est à dire vraisemblablement légèrement postérieure à celle des cellules I. Leur activité croissante avec l'âge de l'animal présente, peut-être, un léger fléchissement chez l'Heteronereis ;

b) L'aspect morphologique des cellules infracérébrales plaide en faveur de leur nature, au moins partiellement, glandulaire

Nous avons déjà émis l'hypothèse qu'elles pourraient représenter une partie d'un complexe neuro-glandulo-vasculaire, intervenant comme relai entre le tissu nerveux et le vaisseau sanguin ou le coelome. C'est également l'opinion de GOLDING, BASKIN et BERN (1968) qui, reprenant notre étude sur d'autres Nereidae, ont pu décrire les mêmes types de cellules et ont conclu qu'axones, cellules infracérébrales et vaisseau, forment sans doute un complexe neuroendocrine.

3) Rôles éventuels des cellules neurosécrétrices et infracérébrales. Intervention du feedback ovocytaire et de la photopériode

En l'absence de données expérimentales très précises, il nous sera impossible d'apporter une solution définitive à ce problème.

Les précisions morphologiques et cytochimiques et les états d'activité observés en fonction du cycle vital qui viennent d'être rappelés permettent d'émettre certaines hypothèses.

De toutes les interactions possibles entre cellules neurosécrétrices et infracérébrales :

- I et II, C_1 et C_2 ,
- I et C_1 , II et C_2 ,
- I et C_2 , II et C_1 ,

la dernière paraît la plus vraisemblable ; elle suppose l'intervention de deux couples de cellules formés chacun par un élément nerveux et un élément

Figure 21

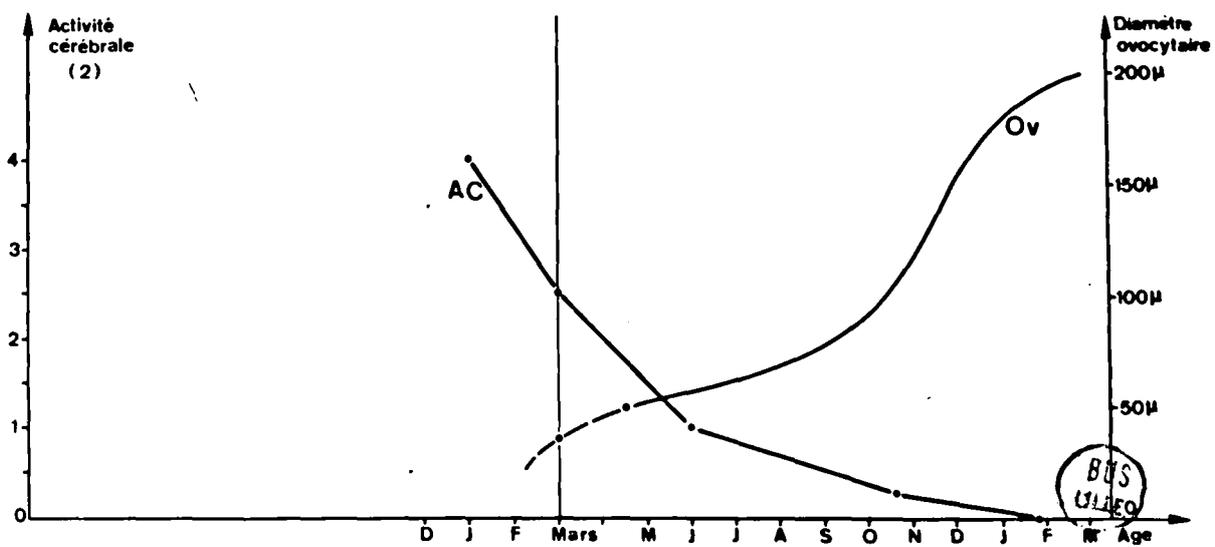
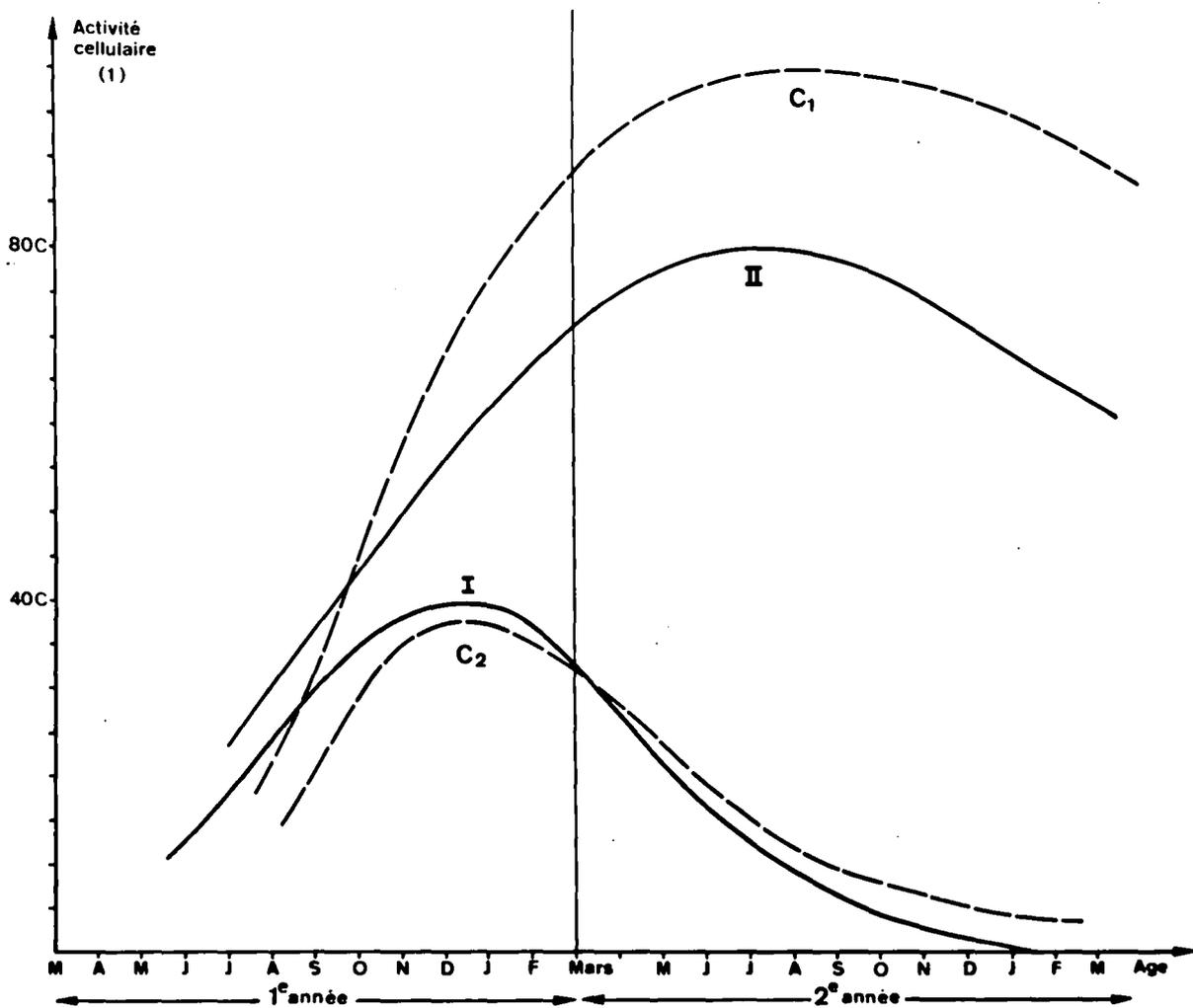
a - Données relatives à l'évolution des activités des cellules neurosécrétrices (I, II) et infracérébrales (C_1 , C_2) concomitante de l'âge des Nereis pelagica ; les courbes théoriques sont établies en fonction du nombre et de l'aspect infrastructural des éléments cellulaires.

b - Activité cérébrale inhibitrice des processus de sexualisation (courbe AC) et évolution ovocytaire (courbe Ov) corrélatives de l'âge des Nereis.

L'unité d'activité cérébrale (abscisse de gauche) est donnée en fonction de l'unité arbitraire déterminée par DURCHON et PORCHET (1970) (d'après PORCHET, 1970) ; l'évolution des ovocytes (abscisse de droite) est établie en fonction du diamètre de ces derniers (d'après A. DHAINAUT, 1970).

Remarquer la similitude des tracés obtenus pour l'activité sécrétoire des cellules I (fig. a) et pour l'activité cérébrale (fig. b).





glandulaire dont l'évolution est presque synchrone. C'est ainsi qu'il semble possible d'émettre l'hypothèse que le fonctionnement des cellules neurosécrétrices I est lié à celui des cellules infracérébrales C₂.

Il convient de rappeler que ces éléments (I_a et b et C₂) sécrètent surtout chez la jeune Nereis parvenue à un stade proche de la différenciation sexuelle (Stade 2) ; chez le ver d'âge moyen (Stade 3), seules les cellules I_a et C₂ présentent encore une faible activité.

Il est tentant d'opérer un rapprochement entre cette dernière caractéristique et les résultats expérimentaux obtenus par DURCHON, HAUENSCHILD et PORCHET (pour la bibliographie, cf. PORCHET, 1970) et relatifs aux processus de sexualisation. Ces auteurs ont montré que, chez les Nereidae, le taux d'hormone inhibitrice d'origine cérébrale passe par un maximum chez le ver jeune pour s'annuler chez l'Heteronereis. Il paraît possible de se demander si les cellules I_a et C₂ dont l'activité varie parallèlement à la concentration d'hormone décelée expérimentalement ne sont pas impliquées dans l'élaboration du facteur inhibiteur ; les courbes (Figure 21) relatives à l'activité sécrétoire de ces cellules et au taux d'inhibition cérébrale (PORCHET) déterminée selon une technique mise au point par DURCHON et PORCHET (1970) offrent beaucoup de similitude. La concordance entre les résultats biochimiques (CARDON, 1970) et cytochimiques (nature peptidique du facteur et du matériel élaboré par les cellules I et C₂) plaide également en faveur de cette interprétation.

Il est, par contre, actuellement impossible d'émettre une hypothèse relative aux rôles respectifs des deux catégories cellulaires. Les cellules C₂ peuvent avoir un simple rôle de stockage, intervenir dans le remaniement d'un précurseur hormonal ou synthétiser un matériel nouveau, après stimulation.

Les expériences de HAUENSCHILD (1963) et de DURCHON (inédit) plaident en faveur du rôle prépondérant des cellules neurosécrétrices dans l'élaboration du facteur inhibiteur. Ces auteurs obtiennent en effet des blocages de la spermatogenèse soit par implantation de prostomiums de larves de trois métamères dans le coelome de Nereis mâles, soit par associations (larves-parapodes mâles) cultivées in vitro ; or, nous avons remarqué qu'à ce stade, les cellules infracérébrales sont peu différenciées.

Il faut toutefois être prudent dans l'interprétation. KORN (1958) signale que des cellules fuchsinophiles présentes chez la larve de Harmothoe, disparaissent à un stade légèrement postérieur et ne sont à nouveau observables que lorsque l'animal a atteint une longueur de vingt-huit métamères. Il est possible qu'il en soit de même chez Nereis. Rien n'autorise donc à penser

qu'il s'agit d'un même type cellulaire et l'on est en droit de se demander si des substances de type médiateur chimique dont nous avons déjà envisagé l'effet sur la division cellulaire ne sont pas, chez la larve, au moins partiellement responsables du blocage.

Aucun dimorphisme sexuel n'a été décelé au niveau du complexe cérébrovasculaire. Il conviendrait toutefois d'étudier, chez un ver encore indéterminé sexuellement, l'abondance relative des terminaisons axonales I_a et I_b.

Cellules II et C₁. Feedback ovocytaire et photopériode.

Nous n'avons, jusqu'à présent, envisagé que la signification éventuelle du premier couple de cellules neurosécrétrices et infracérébrales. L'action endocrine d'autres éléments cellulaires (II et C₁) dont l'abondance, les relations topographiques, le cycle évolutif, semblent être étroitement liés, était jusqu'alors restée complètement insoupçonnée ; aucun fait expérimental n'ayant, jusqu'à présent, révélé la présence, chez les Nereidae, de plusieurs facteurs hormonaux.

Les principales données actuelles, relatives au rôle endocrine du ganglion sus-oesophagien chez ces Annélides Polychètes, sont en effet les suivantes : - les expériences d'ablation de cerveau (DURCHON, 1948 à 1967 ; PORCHET, 1970), l'étude cytologique de l'ovogenèse naturelle et an hormonale effectuée par DHAINAUT (1970), tendent à montrer qu'aucune hormone, antagoniste de l'hormone inhibitrice, n'intervient lors de la maturation des produits génitaux ; les perturbations observées dans l'ovogenèse expérimentale, plus ou moins importantes selon les espèces envisagées, seraient causées par un déclenchement et un enchaînement trop rapides des différents processus de synthèse qui président à la maturation des ovocytes.

- les phénomènes somatiques liés à l'épitoque s'effectuent aussi en l'absence d'hormone.

- la stimulation de la régénération et l'inhibition de la sexualisation pourraient être sous la dépendance d'une seule et même hormone (HAUENSCHILD 1965 ; GOLDING, 1967 a et b).

- le cerveau n'intervient pas dans la régulation de la pression osmotique (DE LEERSNYEDER et DURCHON, 1969).

L'interprétation du rôle des cellules neurosécrétrices les plus nombreuses et les plus belles de tout le cerveau (cellules II) et des cellules C₁, est donc très délicate et encore fort spéculative.

La présence seule des cellules C_1 très riches en mitochondries, révélatrices probables d'un métabolisme intense, peut laisser supposer des échanges entre le vaisseau sanguin et le cerveau. Rappelons à ce sujet que des fibres localisées dans le cerveau et caractérisées également par l'abondance des mitochondries qu'elles contiennent, se terminent sur la capsule cérébrale, au-dessus des cellules infracérébrales. Sans exclure cette éventualité qui représente peut-être l'un des rôles des cellules C_1 , il paraît possible de penser que la signification physiologique de ces dernières est liée à celle des cellules neurosécrétrices II.

Ces deux catégories cellulaires sont en effet caractérisées par des cycles évolutifs presque synchrones, différents par contre, de ceux des cellules I et C_2 , mais relativement parallèles à celui des produits génitaux et de l'organe sensoriel de type photorécepteur.

Cellules II et C_1 et feedback d'origine génitale.

L'existence soupçonnée par DURCHON (1952) d'un tel phénomène contrôlant l'activité neurosécrétoire a été confirmée expérimentalement par PORCHET (1967).

Quoique les cellules C_2 , à l'inverse des cellules C_1 , ne soient jamais en contact avec le coelome ou le vaisseau, il serait possible d'envisager que le contrôle s'effectue directement au niveau des cellules I et C_2 en particulier. On doit néanmoins se demander si l'activité croissante des cellules II et corrélativement des cellules C_1 , stimulée par un facteur issu des produits génitaux, ne constitue pas le véritable centre de contrôle du fonctionnement des cellules élaborant éventuellement l'hormone inhibitrice. Il est, de toute façon, trop tôt pour envisager avec quelque certitude le mode d'action du facteur génital et nous ne pouvons qu'émettre l'hypothèse qu'il agit sur le couple formé par les cellules II et C_1 ; une localisation plus précise serait par trop spéculative.

Cellules II et C_1 et photopériode

Chez les Polychètes Nereidae, le rôle de la lumière dans les processus de sexualisation a été démontrée expérimentalement par HAUENSCHILD (1955); les principaux résultats de cet auteur sont les suivants :

- dans les conditions naturelles, la reproduction des Platynereis dumcrilii s'effectue essentiellement entre le dernier et le premier quartier de la lune, cependant que le taux d'épitoque est faible au moment de la pleine lune ;

- si un élevage est soumis à un éclairage artificiel continu, cette périodicité disparaît et la reproduction a lieu pendant toute la durée du mois lunaire ; il est d'autre part possible d'induire une périodicité indépendante des phases lunaires en plaçant l'élevage dans des conditions d'éclairage définies ;

- le stimulus lumineux n'agit pas par l'intermédiaire des yeux car des individus aveuglés présentent le même rythme de reproduction que les témoins.

HAUENSCHILD en conclut que toute la surface tégumentaire pourrait être photosensible. Ces résultats, comme nous l'avons déjà mentionné (cf. chapitre III), plaident en faveur du rôle du noyau ganglionnaire 19 en tant qu'organe photorécepteur. Quoique nous n'ayons jamais observé de cycles saisonniers importants, il est probable que l'activité des cellules neurosécrétrices I_a , bipolaires et associées au nerf épidermique XVI, soient, au moins partiellement, sous le contrôle de l'organe photorécepteur.

Le trait le plus frappant dans la fonctionnement de celui-ci est toutefois qu'il atteint son développement maximal chez l'Heteronereis, à un stade où les cellules I ont cessé leurs synthèses. D'autres cellules neurosécrétrices (II), localisées dans la même région du cerveau sont, par contre, actives à ce moment ; il est possible qu'elles soient également sous la dépendance de l'organe.

Cette hypothèse permet peut-être d'expliquer le blocage complet de l'inhibition intervenant à des périodes bien déterminées et, d'une façon beaucoup plus spéculative, les phénomènes d'assaimage et de ponte pour lesquels l'intervention du cerveau a été démontrée (BOILLY-MARER, 1967).

III - SYSTEME NEURO-ENDOCRINE D'AUTRES ANNELIDES (Tableau XVI)

Avant de conclure sur ces données nouvelles relatives aux Nereidae, il semble intéressant d'envisager quelques résultats d'observations réalisées sur le cerveau d'autres Annelides.

Nous ne retiendrons que quelques exemples précis (Tableau XVI) parmi les nombreux travaux qui ont parfois donné lieu à des terminologies disparates, chez les Oligochètes en particulier.

A - CHEZ LES POLYCHETES, des cellules "neurosécrétrices" fuchsino-
philes ont été décrites aussi bien chez des espèces Sédentaires que chez les Errantes (cf. Bibliographie in GABE, 1954, 1966 et DURCHON, 1967) ; selon les espèces envisagées, le produit de sécrétion peut avoir un effet inhibiteur ou,

TABLEAU XV

Principales données relatives aux types cellulaires observés dans le système nerveux central (I-VI et A-C) et dans la glande infracrânienne C₁ et C₂ de *M. pelagicus* d'âge moyen (diamètre ovocytaire voisin de 70 µ).

MORPHOLOGIE FONCTION RÔLE PRÉ-SUMÉ	SYSTÈME NERVEUX CENTRAL										GLANDE INFRACRÂNIENNE	
	Ganglion sus-œsophagien						Chaîne nerveuse				C ₁	C ₂
	I (a, b, c)	II	III	IV	V (dont a et b)	VI	A	B	C (dont a et b)	C ₁	C ₂	
Affinités tinctoriales (technique de CLARK) et localisation	PP ⁺ noyau 20 en par- ticulier	VL ⁺ noyau 20	Gr G ⁺ noyau 18	VL ⁺ Gr G ⁺ noyau 19	PP ⁺ VL ⁺ nb ⁺ noy ⁺	chromo- phobes C.F. en parti- culier	PP ⁺ groupes antérieurs	VL ⁺ Gr G ⁺ groupes postérieurs	PP ⁺ VL ⁺ groupes médian et très postérieurs	chromophobes	PP ⁺	
Groupe aminé	+	+	+	?	±	/	+	+	±		+	
Incorporation de Leucine ³ H		+			± A ⁺				± A ⁺			
Fonction réductrice	cystéine ?	±			± A ⁺				- A [±]			
Radical indol (tryptophane?)		+										
Bufoténine					⊖ (V _b ?)				⊖ (C ₂ ?)			
Acide gamma-aminobutyrique					⊖ (V _a ?)				⊖ (C ₂ ?)			
Glucides (APH ⁺)	±	+	++		±		±	±	±			
Glycogène	±	±	±		±		±	±	+			
Lipides ? (Puchaine d'Altman)	+	++	++	+	±		++	++	±			
Stéroïdes										?		
Dimension des grains élémentaires	a 1200 Å b 1400 Å c 1500 Å	1600 Å	1700 Å 2000 Å		a 1000 Å b 1300 Å	1500 Å	1300 Å	a 1000 Å b 1300 Å		1000 Å 1300 Å		
Term. accolés au niveau de l'aire neurosomale	⊖ (a et b)	⊖										
Term. accolés présynap- tiques typiques (dans le neurone)					⊖ (a et b)				⊖ (a et b)			
Autres caractères				nature nerveuse douteuse					abondance d'organites cellulaires (mitochon- dries en particulier)			
Fonction	neuro- crétine (a et b) sécrétoire (c)	neuro- crétine	sécrétoire	la "sé- crétion" ? reste intra- cellulaire	sécrétoire (a et b)	?	sécrétoire	sécrétoire	sécrétoire (a et b)	?	sécrétoire	
Rôle présumé	Nat. gén. Rég. ?	Nat. gén.		photo- récep- teur	associa- tions ; transmis- sion chi- mique (a et b)	associa- tion	?	?	associa- tion ; transmis- sion chimi- que (a et b)	métabolisme ? Nat. gén. (feedback ovocytaire)	Nat. gén.	

C.F., *corpus pedunculata*; Nat. gén., facteur inhibiteur de la maturation génitale; MO, ME, microscopies optique et électronique; Rég., régénération; term., terminaisons; ±, +, ++, réactions ou répartitions faibles, moyennes ou importantes; les principales caractéristiques sont entourées.

TABEAU XVI

Principales données relatives aux types cellulaires caractéristiques du ganglion sus-oesophagien de quelques Annelides

REFERENCES (Auteurs - Familles ou espèces étudiées)	TYPES CELLULAIRES												AIRE NEUROLOGIQUE
	GANGLION SUS-OESOPHAGIEN												
	Cellules neurosécrétrices sensu stricto						Neurones "ordinaires"						
	pp*		acidophiles après oxydation VL*		Or O*		monoamines		acide gamma- aminobutyrique				
term.	nat. chimique	rôles	term.	nat. chimique	rôles	term.	nat. chimique	rôles	term.	rôles	term.	rôles	
NU DHAINAUT-COURTOIS (N. espèce de Nereidae)	a	peptide & f. réd.	Mat. gén. Rég.	II	peptide & radi- cal indol. gl:lip.				V	v ¹ b ² moteur; (bufo-1 Rég. ténine)	v ¹ a ¹	moteur	avec cellu- les infra- cérébrales
NE DHAINAUT-COURTOIS (N. pelagica L.)	b												C ₁ et C ₂
MD CLARK (1955 & 1959) (12 espèces de Nephthyidae)	B; C	glycol- po-pro- téinique	Mat. gén.	A									avec cellu- les infra- cérébrales
NE GOLDING (1970) (N. caecoides)													1 type décrit
MD HOWIE (1965, 1966) (Arenicola marina L.)	*		Mat. gén.										
MD TRICHMANN, AROS, VIGN (1966) (Lumbricus hydruleus Eisenia foetida Sav.)	1 2 3	peptide & f. réd. et & rad. indol. (pour Ag et As)											dont B
MD TRICHMANN, AROS (1966) RUDE (1966) MUNBERG (1967) (Lumbricus terrestris L. Eisenia foetida Sav.)													catécho- lamine (B); 5-HT et catécho- lamine
NE HERLIANT-MERVIS (1955 & 1959) (Eisenia foetida Sav.)			Cr; Mat. gén. (cellules "a")										
NE BERJON et MEUNIER (1968)			Mat. gén.										Cr; Rég. (cell. B)
MD HAGADORN (1958 & 1966) (Theromyzon rube Baird Hirudo medicinalis)	1 2	peptide & f. réd. gl:lip.	Mat. gén.	β2	peptide & Mat. rad. indol. gén. gl: lip.			β1	gl: lip. pept.				
MD MALECHA (1967 - 1970) (Hirudo medicinalis)	1 2		Mat. gén.										
NE HAGADORN et al. (1965) (Theromyzon rube Baird)	1			2				3					

Cell., cellules; Cr, croissance; f, fonction; PP*, fuchsino-philes; gl, glucide; lip., lipide; ME, MD, microscopies électronique et optique; Nat., nature; Or O*, affinité pour l'orange O; Mat. gén., Mat. gén., facteur inhibiteur ou stimulateur de la maturation génitale; rad, radical; Rég., régénération; term., terminologie; VL*, affinité pour le vert lumbré; *, présence.



comme chez les Oligochètes et les Hirudinées, stimulateur des processus de sexualisation.

1) Nephtyidae

Parmi les Polychètes caractérisées par l'élaboration d'un facteur inhibiteur, il semble, dans l'état actuel des connaissances, que ce soient les Nephtyidae qui présentent le plus d'analogies avec les Nereidae (présence de plusieurs types de cellules sécrétrices et d'un complexe cérébro-vasculaire). Selon CLARK (1955, 1956, 1959), les cellules fuchsinophiles, C et plus encore celles de type B, dont la sécrétion est probablement de nature glyco-lipo-protéinique, pourraient être impliquées dans l'élaboration du facteur inhibiteur. Les observations au microscope électronique entreprises par GOLDING (1970) permettront sans doute de parfaire bientôt cette comparaison.

2) Syllidiens

Le cas des Syllidiens qui peut paraître particulier mérite néanmoins d'être souligné. Il a pu en effet être démontré expérimentalement (cf bibliographie in DURCHON, 1967) que la zone pharyngienne présente une action inhibitrice de la stolonisation; les cellules responsables ne sont malheureusement pas encore localisées.

3) Arenicolidae

Le ganglion sus-oesophagien d'autres Polychètes (Arenicolidae) a, par contre, une action stimulatrice sur la maturation des produits génitaux (HOWIE 1962 à 1966). Selon cet auteur, il n'existe pas de complexe cérébro-vasculaire très différencié chez Arenicola marina L. ; le matériel fuchsinophile est acheminé par voie axonale vers les aires neurohémales de type primitif, assez analogues à celles qui ont été décrites chez les Oligochètes et les Hirudinées.

B - OLIGOCHETES. Il serait trop long d'envisager les données relatives aux différentes familles et nous restreindrons donc notre exposé aux Lumbricidae ; nous mentionnerons néanmoins pour mémoire les très beaux travaux de DEUSE-ZIMMERMANN (1960), puis de GERSCH et UDE, 1967, 1970, relatifs aux Enchytraeidae.

Lumbricidae

a - Morphologie

Il régnait, jusqu'à ces dernières années une grande confusion parmi les terminologies relatives aux cellules sécrétrices caractéristiques du système nerveux central des Lumbricidae. La recherche (BERN et

HAGADORN, in EULLOCK et HORRIDGE, 1965), des équivalences entre tous les types cellulaires décrits en témoigne.

Si la correspondance entre les observations réalisées aux microscopes photonique (cf bibliographie in GABE, 1954, 1967 et DURCHON, 1967) et électronique (SCHARRER et BROWN, 1961, 1962 a et b ; RÖHLICH, AROS et VIGH, 1962 ; PELLEGRINO de IRALDI et DE ROBERTIS, 1962 ; OOSAKI, 1966), n'est pas complètement établie, il semble pourtant que la nomenclature, utilisée par TEICHMANN, AROS et VIGH (1966), soit de plus en plus adoptée.

Grâce à l'emploi de techniques variées, ces auteurs ont pu décrire, dans le ganglion sus-oesophagien, deux grandes catégories de neurones A et B.

Les cellules A, caractérisées par leur fuchsinophilie, peuvent être subdivisées, selon leur forme et leur localisation, en cellules A₁, A₂ et A₃. Toutes, élaborent un matériel protéinique possédant une fonction réductrice ; les cellules A₂ & A₃ se caractérisent par la présence de phospholipides et d'un dérivé indol (tryptophane ?).

Les grandes cellules B, peu chromophiles, sont impliquées dans l'élaboration d'une monoamine biogène (RUDE, 1966 ; MYHRBERG, 1967 ; TEICHMANN et AROS, 1966).

Récemment, la nature neurosécrétoire sensu stricto de cellules qui correspondent probablement à des cellules A (diamètre moyen des grains élémentaires : 900 Å) a pu être démontrée chez Pheretima communissima (TAKEUCHI, 1968), chez Eisenia foetida Sav. (BERJON et MEUNIER, 1968) et chez Lumbricus terrestris L. (ZIMMERMANN, 1970) ; la formation, au niveau des aires neuro-hémales, de complexes formés par les éléments nerveux et névrogliaux, semble établie. BERJON et MEUNIER mentionnent, en outre, la présence de figures présynaptiques typiques dans les terminaisons axonales des cellules B.

b - Rôles. Intervention de la photopériode.

Il était connu depuis plusieurs années (cf bibliographie in DURCHON, 1967) que les cellules fuchsinophiles interviennent dans les processus de reproduction.

Chez Eisenia foetida (BERJON et MEUNIER, 1968), des cellules A pourraient contrôler les caractères sexuels somatiques tandis que les cellules B interviendraient dans les processus de croissance et de régénération. Cette dernière constatation semble rejoindre celle de CHAPRON (1969) relative au rôle des monoamines dans de tels processus.

Il convient enfin de mentionner que la photosensibilité de cellules fuchsinophiles a été observée (cf. bibliographie in DURCHON, 1967).

C - HIRUDINEES

a - Morphologie

Les méthodes d'investigation sont les mêmes que celles que nous avons utilisées pour les Nereidae.

La méthode de CLARK (1955) permet à HAGADORN (1958, 1962a et b) de définir plusieurs types cellulaires :

les cellules α (1, 2 et 3) sont fuchsinophiles,

les cellules β conservent leur acidophilie, malgré une oxydation par le permanganate de potassium ; les cellules β_1 et β_2 présentent respectivement une affinité pour l'orangé G et le "fast green",

les cellules δ correspondent aux neurones "ordinaires".

A l'exception des cellules α_3 , les cellules α et β sont de véritables cellules neurosécrétrices dont les terminaisons axonales parviennent à une aire neurohémale de structure simple (HAGADORN et al., 1963). Parmi les cellules δ , certaines (type cellulaire 3) présentent les caractères morphologiques (définis par GERSCHENFELD, 1963, 1966) de cellules impliquées dans l'élaboration d'une monoamine biogène. Cette hypothèse semble confirmée par les travaux plus récents de EHINGER et al., (1968).

Chez Hirudo medicinalis L. (HAGADORN, 1966 a), toutes les cellules neurosécrétrices élaborent un matériel protéinique ayant, en outre, des caractères lipoglucidiques ^{peu} plus accusés. Les cellules α et β_2 se caractérisent respectivement par la présence d'une fonction réductrice et d'un radical indol (tryptophane ?).

b - Rôles. Intervention de la photopériode

Le rôle des cellules α (1 et 2) en particulier et β dans les processus de reproduction semble établi (HAGADORN, 1966 b ; MALECHA, 1967, 1970 a et b) ; la signification exacte des cellules β dont l'activité maximale est concomitante de la période de ponte est néanmoins encore mal définie.

Selon HAGADORN (1962 b), des terminaisons très riches en mitochondries (β_4), observées au niveau de l'aire neurohémale (HAGADORN et al., 1963) et dont nous avons déjà souligné l'analogie avec les fibres décrites dans le complexe cérébrovasculaire des Nereidae (DHAINAUT-COURTOIS, 1966 a), présentent des modifications corrélatives d'une ovariectomie.

Comme chez les Oligochètes, la photosensibilité des cellules neurosécrétrices fuchsinophiles semble établie (HAGADORN, 1962 b).

D - Cette rapide revue des systèmes neuroendocrines de quelques représentants des différentes classes d'Annélides révèlent certaines analogies ; il existe néanmoins des gradations dans la complexité structurale et les modes d'action peuvent être opposés.

1) Caractères morphologiques et cytochimiques

a - Cellules neurosécrétrices sensu stricto

Dans tous les cas, des cellules fuchsinophiles sont présentes ; celles-ci, dans les cas les plus simples (Polychètes Arenicolidae, Oligochètes Lumbricidae (?)) peuvent d'ailleurs représenter l'ensemble de l'appareil neurosécrétoire ; le matériel synthétisé est un peptide à fonction réductrice.

D'autres types de cellules neurosécrétrices peuvent faire leur apparition ; le produit de sécrétion est généralement un autre peptide caractérisé par la présence d'un radical indol (tryptophane ?) (Polychètes Nereidae, Nephthyidae (?), et Hirudinées).

b - Complexes neuroglandulovasculaires.

La complexité maximale semble être atteinte lorsqu'un tissu d'origine mésodermique et de nature glandulaire probables se différencie au niveau des aires neurohémales (Nereidae et Nephthyidae).

c - Neurones à monoamines biogènes

Ceux-ci ont été observés dans les trois classes. Ils synthétisent parfois des catécholamines mais surtout une indole-amine de type sérotonine.

2) Rôles. Intervention de la photopériode

Le rôle du ganglion sus-oesophagien dans les processus de sexualisation, de croissance normale et, éventuellement, expérimentale, a été démontré dans un certain nombre de cas. A l'échelle moléculaire, l'action s'opérerait sur les synthèses d'ADN (cf. bibliographie in DHAINAUT, 1970). Les modalités sont toutefois différentes ; le facteur est inhibiteur (Nereidae, Nephthyidae) ou, au contraire, stimulateur (Arenicolidae, Lumbricidae, Hirudinées) de la sexualisation.

Il convient néanmoins de souligner que :

- les cellules neurosécrétrices fuchsinophiles ont toujours un rôle prépondérant dans ces processus ;

- la photosensibilité de ces dernières paraît également établie.

Quoique leur signification exacte ne soit pas connue, d'autres éléments cellulaires (cellules neurosécrétrices et cellules très riches en mitochondries (Nereidae et Hirudinées)) semblent pouvoir intervenir dans les processus de sexualisation en particulier.

La présence d'un complexe cérébroglandulovasculaire n'a, jusqu'à présent, été observée que chez des familles pour lesquelles le facteur éliminé dans le sang est de type inhibiteur ; les données histologiques et expérimentales sont toutefois encore trop peu nombreuses pour que l'idée d'une corrélation possible puisse être émise.

Enfin, l'hypothèse d'une intervention éventuelle de monoamines biogènes dans les processus de régénération a été émise aussi bien pour les Polychètes (Nereidae) que pour les Oligochètes Lumbricidae.

CONCLUSION GENERALE

L'étude infrastructurale et cytochimique du système nerveux central et du complexe cérébrovasculaire de Nereidae d'âges variés nous a permis de définir un certain nombre de types cellulaires :

I à VI, dans le ganglion sus-oesophagien,

A à C, dans la chaîne nerveuse,

C₁ et C₂, au niveau de la glande infracérébrale ;

des variations concomitantes de l'état sexuel des animaux ont été observées.

Les éléments cellulaires qui semblent impliqués dans les processus de sexualisation, et peut-être aussi de croissance et de régénération, ont particulièrement retenu notre attention.

Les cellules neurosécrétrices (I et II) ont été repérées uniquement dans la moitié postérieure du cerveau (noyau 20). Les unes (I), fuchsino-philiques, ont une activité sécrétoire maximale à l'approche de l'apparition des produits génitaux dans le coelome ; les secondes (II), acidophiles après oxydation permanganique, sont plus actives chez le ver d'âge moyen. Dans les deux cas, le matériel élaboré est de nature au moins partiellement peptidique ; les terminaisons axonales parviennent au contact des cellules infracérébrales.

Celles-ci appartiennent à deux catégories différentes. Les cellules C₁ ont une morphologie qui rappelle celle de cellules engagées dans la synthèse d'un stéroïde. Ces cellules infracérébrales n'atteignent leur plein développement que chez le ver âgé.

Le produit élaboré par les cellules C₂ est, par contre, de nature peptidique ; l'activité sécrétoire maximale se situe, comme celle des cellules neurosécrétrices I, à un stade voisin de l'apparition des produits génitaux dans le coelome.

Parmi les neurones "ordinaires" répartis dans tout le système nerveux central, certains (V_a et C_a, V_b et C_b) ont une morphologie infrastructurale et des caractères cytochimiques analogues à ceux des neurones connus pour synthétiser des médiateurs chimiques non cholinergiques. Bien que la localisation sub-cellulaire et le rôle physiologique de composés tels que la sérotonine et l'acide γ -aminobutyrique ne soient pas encore complètement connus (TAUC, 1967 ; HÖKFELT, 1968), il est tentant d'émettre l'hypothèse que ces neurones "ordinaires" contiennent les deux substances que nous avons mises en évidence,

par voie biochimique (DHAINAUT-COURTOIS, CARIDROIT et BISERTE, 1969), dans le système nerveux des Nereidae, la N-N'-diméthyl-5-Hydroxytryptamine (bufoténine) et l'acide γ -aminobutyrique.

Les terminaisons axonales, d'allure typiquement présynaptiques, parviennent dans le neuropile au voisinage de fibres neurosécrétoires ; des terminaisons de morphologie analogue ont également été repérées au niveau des jonctions neuromusculaires.

Nous avons également observé dans le cerveau la présence d'un organe sensoriel constitué par le noyau 19; ce dernier est associé au noyau neurosécrétoire (20). La possibilité d'une intervention de cet organe dans la réception des stimuli photiques est étayée à la fois par des données morphologiques et les résultats expérimentaux de HAUENSCHILD (1955).

Le problème phylogénétique posé par la présence, chez les Nereidae, d'un organe photorécepteur de type ciliaire mérite d'être rappelé ; de plus, la ramification ciliaire observée n'est pas classique et peut représenter un stade intéressant et peut-être relativement primitif dans l'évolution des organes photorécepteurs de la lignée ciliaire (EAKIN, 1968).

La découverte de plusieurs types de cellules neurosécrétrices et d'une glande endocrine révèle une complexité dans le mécanisme d'action du ganglion sus-oesophagien de certaines Polychètes, considéré jusqu'alors comme l'un des plus simples du règne animal.

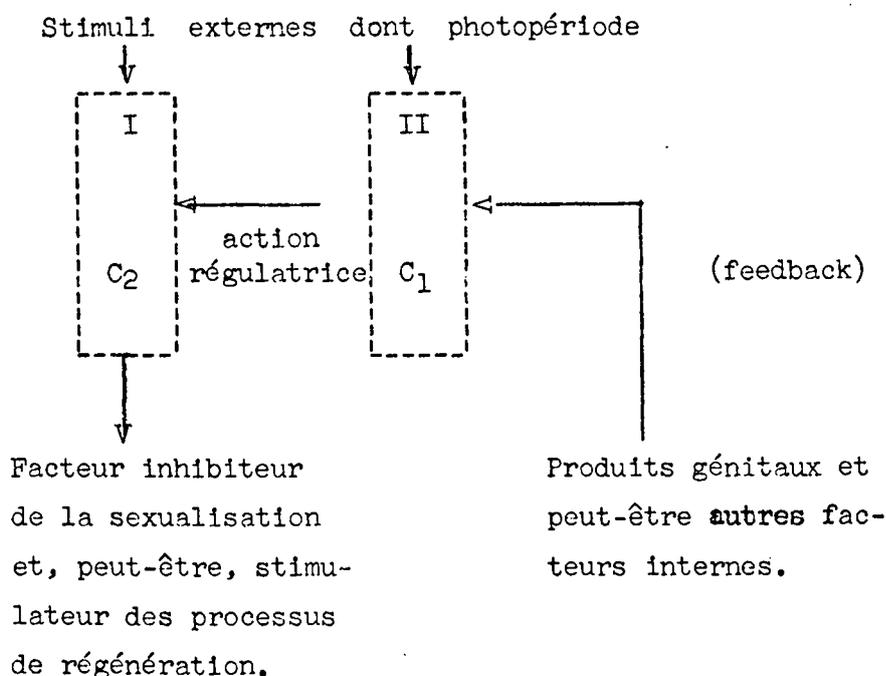
Cette apparition de l'organe endocrine semble plaider en faveur d'une évolution parallèle à celle observée chez certains Mollusques.

Si la différenciation rencontrée chez les Nereidae est inférieure à celle qui caractérise les Arthropodes en général, des rapprochements embryologiques, morphologiques et physiologiques avec les corpora aliata des Insectes, ont également pu être avancés.

Notre hypothèse relative aux rôles respectifs des différents éléments cellulaires caractéristiques du complexe neuroendocrine peut, dans les grandes lignes, être résumée par l'existence de deux couples de cellules composés tous deux par une association - cellule neurosécrétrice - cellule infracérébrale.

Le premier couple (cellules I et C₂) intervient dans l'élaboration de l'hormone inhibitrice ; il convient à ce sujet de rappeler la similitude des courbes relatives à l'activité sécrétoire de ces cellules et à la potentialité inhibitrice du cerveau, obtenues avec nos données morphologiques et avec les résultats expérimentaux très récents de PORCHET (inédit).

L'activité des cellules I et C₂ est contrôlée par des stimuli (lumière en particulier) et par le deuxième couple (cellules II et C₁), lui-même soumis à l'action stimulatrice des produits génitaux et régulatrice de la photopériode.



Le contrôle de l'activité cérébrale par les produits génitaux s'effectuerait par l'intermédiaire de la glande infracérébrale et serait donc analogue à celui qui a déjà été décrit chez d'autres Métazoaires plus élevés dans l'échelle animale (cf. par exemple; SCHARRER, E. et B., 1963 et THOMSEN et LEA, 1969).

Notre interprétation est basée sur les données actuelles tant morphologiques et cytochimiques que biochimiques et expérimentales ; elle réclame néanmoins des preuves complémentaires par intervention sur la glande infracérébrale ou sur les cellules neurosécrétrices.

La suppression de la glande infracérébrale, rendue très délicate par la morphologie et la situation de cette dernière, a néanmoins été entreprise en collaboration avec Monsieur le Professeur DURCHON ; cette ablation devrait permettre quelques conclusions relatives aux rôles respectifs des cellules neurosécrétrices et infracérébrales, I et C₂ en particulier.

Dans cette optique, nous nous proposons également d'étudier, dans les cellules C₁, les modifications infrastructurales provoquées par la réaction feedback d'origine ovocytaire (PORCHET, 1967). Ce problème pourrait être envisagé, en outre, par blocage à l'aide de la métopirone, d'éventuelles synthèses de stéroïdes dans les cellules C₁.

L'action directe sur les cellules neurosécrétrices elles-mêmes paraît difficile à envisager par suite de la diversité des types cellulaires.

Il est possible cependant que l'action des stimuli externes (photopériode et température), dont l'effet dans les processus de sexualisation a été démontré expérimentalement, ne s'exerce pas directement et sélectivement sur les cellules impliquées dans l'élaboration du facteur inhibiteur ; les neurones qui synthétisent des substances de type médiateur chimique pourraient réaliser un intermédiaire sur lequel certaines actions pourraient être tentées.

Si, comme cela a été démontré pour la 5-hydroxytryptamine, la bufoténine agit sur la concentration en adénosine-3',5'-monophosphate des tissus affectés, nous pourrions envisager l'action d'inhibiteurs de la synthèse de cette indole-amine tels que la p-chlorophénylalanine. L'utilisation parallèle de méthylxanthines connues pour accroître le taux cellulaire en adénosine-3',5'-monophosphate devrait permettre une intervention rapide sur l'activité inhibitrice du cerveau ; il est d'ailleurs tentant d'opérer un rapprochement entre l'action de ces substances et la présence dans la fraction inhibitrice isolée par voie biochimique (CARDON, 1970) de bases pures de type xanthine.

Dans l'état actuel des connaissances, il semble donc que nous puissions espérer que l'association de techniques pharmacologiques et de l'observation infrastructurale, jointe aux données de l'analyse biochimique, permette de préciser, dans un avenir proche, certains aspects de la régulation endocrine chez les Nereidae.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 AGHAJANIAN G.K. and BLOOM F.E., 1966 a - Electron-microscopic autoradiography of rat hypothalamus after intraventricular H³-norepinephrine. *Science*, 153, 308-310.
- 2 AGHAJANIAN G.K. and BLOOM F.E., 1966 b - Localization of tritiated serotonin in rat brain by electron-microscopic autoradiography. *J. Pharmacol. exp. Ther.*, 156, 23-30.
- 3 ÅKESSON B., 1961 - The development of Golfingia elongata Keferstein (Sipunculidea) with some remarks on the development of neurosecretory cells in sipunculids. *Arkiv. f. Zool. Svens. Vetens. Akad.* 13-23, 511-531.
- 4 ÅKESSON B., 1968 - The ontogeny of the Glycerid prostomium (Annelida ; Polychaeta). *Acta Zoologica*, 49, 203-217.
- 5 ANDERSON R. et FANGE R., 1967 - Pharmacologic receptors of an Annelid Lumbricus terrestris. *Arch. Intern. Physiol. Biochem.*, 75 (3), 461-468.
- 6 AROS B., VIGH B., 1962 - Neurosecretion as a holocrine gland function in Lumbricidae. *Acta biol. Acad. Hung.*, 13 (2), 177-192.
- 7 BARNES B.G., 1961 - Ciliated secretory cells in the pars distalis of the mouse hypophysis. *J. Ultrastructure Res.*, 5, 453-467.
- 8 BASKIN D.G. and GOLDING D.W., 1968 - Morphological evidence a presumptive neuro-endocrine complex in Polynoids. *American Zool.*, 8, 107.
- 9 BAUCHAU A.G., 1968 - La sérotonine dans le règne animal. Extrait de la *Revue des questions Scientifiques*, 139, n° 3, 379-399.
- 10 BEAULATON J., 1967 - Localisation d'activités lytiques dans la glande prothoracique du Ver à soie du chêne (Antheraea pernyi Guer) au stade pré-nymphal. II. Les vacuoles autolytiques (cytolysomes). *J. Microscopie*, 6, 349-370.

- 11 BERJON J.J., MEUNIER J.M., 1968 - Contribution à l'étude des caractères cytophysiologiques des ganglions cérébroïdes d'Eisenia foetida Sav. examinés dans diverses conditions expérimentales. Annales Endocrinologie, 29, n° 4, 433-447.
- 12 BERN H.A., 1963 - The secretory neuron as a doubly specialized cell. In "General Physiology of Cell Specialization" (D. Mazia and A. Tyler, eds.), 349-366. McGraw-Hill, New-York.
- 13 BERN H.A., 1966 - On the production of hormones by neurons and the role of neurosecretion in neuroendocrine mechanisms. Symp. Soc. Exp. Biol., 20, 325-344.
- 14 BIANCHI S., 1962 a - Sur la présence d'un matériel fluorescent dans les cellules nerveuses des ganglions du système nerveux central de quelques Oligochètes. Recherches histochimiques et d'histospectrographie de fluorescence. Ann. Histochem. Suppl. 2, 143-146.
- 15 BIANCHI S., 1962 b - Ricerche istochimiche e fluoromicroscopiche su neuroni cromaffini degli Irudinei. Arch. Zool. (Torino), 47, 339-351.
- 16 BIANCHI S., 1963 - Sulle fluorescenti dei gangli nervosi di alcuni Lumbricidae. Riv. Istochim. norm. pat., 9, 555-570.
- 17 BIANCHI S., 1964 - Neurosecrezione e sostanze fenoliche nei gangli degli Anellidi. II. Ricerche sugli Oligocheti (Octolasion complanatum Dugès). Atti. Soc. Peloritana Sci. Fis. Mat. Nat., 10, 327-336.
- 18 BIANCHI S., 1965 - Neurosecrezione e sostanza fenoliche nei gangli degli Anellidi. III. Ricerche sui Policheti (Diopatra neapolitana), Perinereis cultrifera. Atti Soc. Peloritana, Sci. Fis. Mat. Nat., 11, 93-90.
- 19 BIANCHI S., 1967 a - Sulla secrezione monoaminica dei gangli nervosi di Hirudo medicinalis. Extr. Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim., XLIII, 2 pages.
- 20 BIANCHI S., 1967 b - Sul modo di ribascio del secreto dai neuroni a secrezione aminica dei gangli degli Anellidi. Extr. Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim., XLIII, 3 pages.

- 21 BIANCHI S., 1967 c - The amine secreting neurons in the central nervous system of the Earthworm (Octolasion complanatum) and their possible neurosecretory role. Gen. comp. Endocr., 9, 343-348.
- 22 BINARD A. et JEENER R., 1926 - Recherches sur la morphologie du système nerveux des Annélides. Bull. Acad. Roy. Belgique, Cl. d. Sc., 437-448.
- 23 BOBIN G., 1951 - Vascularisation céphalique de Perinereis cultrifera Grube. Arch. Anat. micr. et Morph. exp., 40, 21-26.
- 24 BOBIN G. et DURCHON M., 1952 - Etude histologique du cerveau de Perinereis cultrifera Grube. Mise en évidence d'un complexe cérébro-vasculaire. Arch. Anat. micr. Morph. exp., 41, 25-40.
- 25 BOBIN G. et DURCHON M., 1953 - Sur le cerveau d'une Annélide en voie de transformation hétéronéréidienne (Perinereis cultrifera Grube) et sur le déroulement d'un phénomène neurosécréteur. Arch. Anat. micr. Morph. exp., 42, 112-126.
- 26 BOILLY B., 1967 - Contribution à l'étude ultrastructurale de la cuticule épidermique et pharyngienne chez une Annélide Polychète (Syllis amica Quatrefages). J. Microscopie, 6, 469-484.
- 27 BOILLY B., 1968 - Ultrastructure de la cuticule des Annélides. 2ème thèse (Doctorat d'Etat).
- 28 BOILLY B. et COMBAZ A., 1970 - Influence de la chaîne nerveuse sur la régénération caudale de Nereis diversicolor O.F. Müller (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sc., 271, 92-95.
- 29 BOILLY-MARER Y., 1966 a - Contribution à l'étude des cirres parapodiaux dorsaux des formes épitoques chez N. pelagica L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sc., 262, 2052-2054.
- 30 BOILLY-MARER Y., 1966 b - Etude ultrastructurale des modifications hétéronéréidiennes des cirres parapodiaux chez Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sc., 263, 142-144.

- 31 BOILLY-MARER Y., 1967 - Contribution à l'étude du déterminisme de l'émission des produits génitaux chez un Néréidien (Platynereis dumerilii Aud. et M. Edw., Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci., 264, n° 18, 2200-2202.
- 32 BOILLY-MARER Y., 1968 - Sur le rôle chimiorécepteur des cirres parapodiaux hétéronéréidiens de Platynereis dumerilii Aud. et M. Edw. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci., 266, 1583-1585.
- 33 BOILLY-MARER Y., 1969 a - Recherches expérimentales sur la danse nuptiale de Platynereis dumerilii Audouin et Milne-Edwards (Annélide Polychète). Origine et modalités d'action de la substance excitante. Cahiers Biologie Marine, 10, 255-269.
- 34 BOILLY-MARER Y., 1969 b - Isolement de la substance responsable du déclenchement de la danse nuptiale et de l'émission des produits sexuels chez Platynereis dumerilii Aud. et M. Edw. (Annélide Polychète). Premiers résultats. C.R. Acad. Sci., 268, 93-96.
- 35 BROKELMANN Y. und FISCHER A., 1966 - Uber die Cuticula von Platynereis dumerilii (Polychaeta). Z. Zellforsch., 70, 131-135.
- 36 BULLOCK T.H. and HORRIDGE G.A., 1965 - Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates. W.H. Freeman and Company, San Francisco and London.
- 37 BUZNIKOV G.A., CHUDAKOVA I.V. and ZVEZDINA N.D., 1964 - The role of neurohumors in early embryogenesis. I. Serotonin content of developing embryos of sea-urchin and loach. J. Embryol. exp. Morph., 12, 563-573.
- 38 BUZNIKOV G.A., CHUDAKOVA I.V., BERDYSHEVA L.V. and VYAZMINA N.M., 1968 - The role of neurohumors in early embryogenesis. II. Acetylcholine and catecholamine content in developing embryos of sea urchin. J. Embryol. exp. Morph., 20, 119-128.
- 39 CARDON C., 1970 - Procédés de fractionnement de ganglions cérébroïdes de Nereis diversicolor O.F. Müller en vue de l'isolement de l'hormone inhibitrice de la sexualisation. Thèse de 3° cycle, 1-112, Lille.

- 40 CHAPRON C., 1969 - Mécanisme de l'action du système nerveux au cours de la régénération céphalique chez le Lombricien, Eisenia foetida unicolor. C.R. Acad. Sci., 269, 604-607.
- 41 CIARAPEDE Ed., 1865 - Les Annélides chétopodes du Golfe de Naples : 1^{ère} partie. Mem. de la Soc. de Phys. et Hist. nat. de Genève, 19, 313-584.
- 42 CIARK A.W., 1967 - The fine structure of the eye of the leech, Helobdella stagnalis. J. Cell Sci., 2, 341-348.
- 43 CIARK M.E., 1966 - Histochemical localization of monoamines in the nervous system of the polychaete Nephtys. Proc. Roy. Soc., B 165, 308-325.
- 44 CIARK R.B., 1955 - The posterior lobes of the brain in Nephtys and the mucus glands of the prostomium. Quart. J. Microscop. Sci., 96, 545-565.
- 45 CIARK R.B., 1956 - The neurosecretory system of the Polychaete Nephtys and its role in reproduction. Abstracts of 20 th Intern. Physiol. Congr. Bruxelles, 178.
- 46 CIARK R.B., 1959 - The neurosecretory system of the supra-oesophageal ganglion of Nephtys. Zool. Jb. Phys. - Band : 68, Heft : 3, S. 395-424.
- 47 CIARK R.B., 1966 - The integrative action of a worm's brain. Symp. Soc. exp. Biol., 20, 345-379.
- 48 CIARK R.B. and BONNEY D.G., 1960 - Influence of the supra-oesophageal ganglion on posterior regeneration in Nereis diversicolor. J. Embryol. Exptl. Morphol., 8, 112-118.
- 49 CIARK R.B. and CIARK M.E., 1959 - Role of the supraoesophageal ganglion during the early stages of caudal regeneration in some errant Polychaetes. Nature, 183, 1834-1835.

- 50 COGGESHALL R.E. et FAWCETT D.W., 1964 - The fine structure of the central nervous system of the leech, Hirudo medicinalis. J. Neurophysiol., 27, 229-289.
- 51 COLLIN J.P. et MEINIEL A., 1968 - Les synapses de l'organe pinéal de l'Ammocète. C.R. Acad. Sci., 266, 1293-1295.
- 52 CORRODI H. und HILLARP N.-Å., 1963 - Fluoreszenzmethoden zur histochemischen Sichtbarmachung von Monoaminen. 1. Identifizierung der fluoreszierenden Produkte aus Modellversuchen mit 6, 7-Dimethoxyisochinolin-derivaten und Formaldehyd. Helv. chim. Acta, 46, 24-25, 2430.
- 53 CORRODI H. und HILLARP N.-Å., 1964 - Fluoreszenzmethoden zur histochemischen Sichtbarmachung von Monoaminen. 2. Identifizierung des fluoreszierenden Produktes aus Dopamin und Formaldehyd. Helv. chim. Acta, 47, 911-918.
- 54 CORRODI H. and JONSSON G., 1967 - The formaldehyde fluorescence method for the histochemical demonstration of biogenic monoamines. A review on the methodology. J. Histochem. Cytochem., 15, 2, 65-78.
- 55 COTTREL G.A., 1966 - Separation and properties of subcellular particles associated with 5-hydroxytryptamine, with acetylcholine and with an unidentified cardio-excitatory substance from Mercenaria nervous tissue. Comp. Biochem. Physiol., 17, 891-907.
- 56 COTTREL G.A. and LAVERACK M.S., 1968 - Invertebrate pharmacology. Annual review of Pharmacology, 8, 273-298.
- 57 COTTREL G.A. and MASER M., 1967 - Subcellular localization of 5-hydroxytryptamine and substance X in Molluscan ganglia. Comp. Biochem. Physiol., 20, 901-906.
- 58 DAHL E., FAICK B., von MECKLENBURG C., MYHRBERG H. and ROSENGREN E., 1966 - Neuronal localization of dopamine and 5-hydroxytryptamine in some Mollusca. Z. Zellforsch., 71, 489-498.

- 59 DAHLSTRÖM A. and FUXE K., 1965 - Evidence for the existence of monoamine-containing neurons in the central nervous system. I. Demonstration of monoamines in the cell bodies of brain stem neurons. *Acta physiol. scand.*, 62, suppl. 232, 5-55.
- 60 DALES R.P., 1950 - The reproduction and larval development of Nereis diversicolor O.F. Müller. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 29, 321-360.
- 61 DEFRETIN R., 1952 - Aspects de la neurosécrétion chez Nereis irrorata Malmgren. *C.R. Acad. Sci.*, 235, 100-102.
- 62 DEFRETIN R., 1953 - Cytologie et histochimie de la neurosécrétion chez les Néréidiens. *Abstr. XIV Intern. Zool. Congr. Copenhagen*, 302-303. Danish Science Press, limited ed., 1956.
- 63 DEFRETIN R., 1955 - Recherches cytologiques et histochimiques sur le système nerveux des Néréidiens. La neurosécrétion des polyosides et ses rapports avec l'épitoque. *Arch. Zool. Exp. et Gen.*, 92, 73-140.
- 64 DEFRETIN R., 1956 - La neurosécrétion des polyosides et ses rapports avec l'épitoque chez les Néréidiens. *Ann. Sci. Nat. Zool. et Biol. animale*, (11), 18, 209-222.
- 65 DEFRETIN R., 1959 - Nouvelles neurosécrétions chez les Néréidiens. *Congr. Intern. Zool. Londres*, 489.
- 66 DE LEERSNYDER M., DURCHON M., 1969 - Sur le rôle du cerveau dans l'osmorégulation chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). *Cahiers Biologie marine*, 10, 63-70.
- 67 DEUSE-ZIMMERMANN R., 1960 - Vergleichende Untersuchungen über Neurosekretion bei Enchytraeidae, Tubificidae und Naididae. *Z. Zellforsch.*, 52, 801-861
- 68 DE WILDE J., DUINTJER C.S. and MOOK L., 1959 - Physiology of diapause in the adult Colorado beetle (Leptinotarsa decemlineata Say). I. The photoperiod as a controlling factor. *J. Ins. Physiol.*, 3, 75-85.

- 69 DHAINAUT A., 1970 - Contribution à l'étude de la gamétogenèse des Néréidiens (Annélides Polychètes) dans les conditions naturelles et en l'absence d'hormone cérébrale. Thèse de doctorat Sci. Nat., Lille, 1-217.
- 70 DHAINAUT-COURTOIS N., 1964 - Données histologiques sur les phénomènes neurosécrétoires chez les Néréidiens. Extr. Mém. Soc. Sci. Nat. Math. Cherbourg (Congrès de l'A.F.A.S. 1964). Paru 1966, 6° série, 51, 1, 123-128.
- 71 DHAINAUT-COURTOIS N., 1965 - Sur la présence d'un organe photorécepteur dans le cerveau de Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci., 261, 1085-1088.
- 72 DHAINAUT-COURTOIS N., 1966 a - Le complexe cérébro-vasculaire de Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). Données histologiques et ultrastructurales. C.R. Acad. Sci., 262, 2048-2051.
- 73 DHAINAUT-COURTOIS N., 1966 b - Le complexe cérébro-vasculaire de Nereis pelagica L. Origine des cellules infracérébrales et structure de la paroi du réseau vasculaire. C.R. Soc. Biol., 160, 1232-1237.
- 74 DHAINAUT-COURTOIS N., 1966 c - Etude histologique des cellules nerveuses du cerveau de Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci., 263, 1596-1599.
- 75 DHAINAUT-COURTOIS N., 1967 - Etude ultrastructurale des cellules nerveuses du cerveau de Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci., 264, 2566-2569.
- 76 DHAINAUT-COURTOIS N., 1968 a - Contribution à l'étude du complexe cérébro-vasculaire des Néréidiens. Cycle évolutif des cellules infracérébrales de Nereis pelagica L. (Annélide Polychète) ; étude ultrastructurale. Z. Zellforsch., 85, 466-482.
- 77 DHAINAUT-COURTOIS N., 1968 b - Etude histologique et ultrastructurale des cellules nerveuses du ganglion cérébral de Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). Comparaison entre les types cellulaires I-VI et ceux décrits antérieurement chez les Nereidae. Gen. comp. Endocr., 11, 414-443.

- 78 DHAINAUT-COURTOIS N., CARIDROIT M. et BISERTE G., 1969 - Sur la présence de la N, N'-diméthyl-5-hydroxytryptamine (bufoténine) et de l'acide γ -amino-butyrrique dans le système nerveux d'une Annélide Polychète. C.R. Soc. Biol., 163, n° 7, 1563-1567.
- 79 DHAINAUT-COURTOIS N. et WAREMBOURG M., 1967 - Etude des cellules sécrétrices de la chaîne nerveuse de Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). Gen. comp. Endocr., 9, 276-286.
- 80 DHAINAUT-COURTOIS N. et WAREMBOURG M., 1969 a - Caractéristiques histochimiques des neurones du système nerveux central des Nereis (Annélides Polychètes). Z. Zellforsch., 97, 249-259.
- 81 DHAINAUT-COURTOIS N. et WAREMBOURG M., 1969 b - Etude ultrastructurale des neurones de la chaîne nerveuse de Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). Z. Zellforsch., 97, 260-273.
- 82 DORSETT D.A., 1963 - The motor axon terminations of annelids. Nature, Lond., 198, 406.
- 83 DORSETT D.A., 1964 - The sensory and motor innervation of Nereis. Proc. Roy. Soc. B., 159, 652-667.
- 84 DORSETT D.A. and HYDE R., 1969 - The fine structure of the compound sense organs on the cirri of Nereis diversicolor. Z. Zellforsch., 97, n° 4, 512-527.
- 85 DURCHON M., 1948 - Epitoque expérimentale chez deux Polychètes : Perinereis cultrifera Grube et Nereis irrorata Malmgren. C.R. Acad. Sc., 227, 157-158.
- 86 DURCHON M., 1949 - Inhibition de l'épitoque par le prostomium chez les Néréidiens (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sc., 229, 81-82.
- 87 DURCHON M., 1951 - L'ablation du prostomium provoque chez les Néréidiens la maturation précoce des produits génitaux mâles. C.R. Acad. Sc., 232, 442-443.

- 88 DURCHON M., 1952 - Recherches expérimentales sur deux aspects de la reproduction chez les Annélides Polychètes : l'épitoquie et la stolonisation. Ann. Sc. nat. Zool. et Biol. animale, 14, 119-206.
- 89 DURCHON M., 1955 - Sur le polymorphisme présenté par quelques Néréidiens (Annélides Polychètes) au moment de la reproduction. Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord, 46, 180-194.
- 90 DURCHON M., 1956 a - Nouvelles recherches expérimentales sur l'épitoquie des Néréidiens. Ann. Sci. nat. Zool. et Biol. animale, 18, 1-13.
- 91 DURCHON M., 1956 b - Rôle du cerveau dans la maturation génitale et le déclenchement de l'épitoquie chez les Néréidiens. Ann. Sc. nat. Zool. et Biol. animale, 18, 269-273.
- 92 DURCHON M., 1956 c - Influence du cerveau sur les processus de régénération caudale chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). Arch. Zool. exp. et gén., 94, 1-9.
- 93 DURCHON M., 1960 a - L'endocrinologie chez les Annélides Polychètes. Bull. Soc. Zool. France, 85, 275-301.
- 94 DURCHON M., 1960 b - Homogreffes chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). C.R. Soc. Biol., 154, 2082-2084.
- 95 DURCHON M., 1965 - Sur l'évolution phylogénétique et ontogénétique de l'épitoquie chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). Zool. Jb. Syst., 92, 1-12.
- 96 DURCHON M., 1967 - L'endocrinologie des Vers et des Mollusques. Masson et Cie, ed., Paris, 1-241.
- 97 DURCHON M. et DHAINAUT-COURTOIS N., 1964 - Sur la localisation du centre hormonal inhibiteur de la maturation génitale mâle dans le cerveau de Nereis diversicolor O.F. Müller (Annélide Polychète). C.R. Soc. Biol., 158, 550-554.

- 98 DURCHON M. et FREZAL J., 1955 - Etude comparée d'un phénomène de neurosécrétion observé chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). C.R. Acad. Sci., 241, 445-447.
- 99 DURCHON M. et PORCHET M., 1970 - Dosage de l'activité endocrine cérébrale au cours du cycle génital femelle chez Nereis diversicolor O.F. Müller (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci., 270, 1689-1691.
- 100 EAKIN R.M., 1963 - Lines of evolution of photoreceptors. In General Physiology of Cell Specialization (ed. D. Mazia and A. Tyler), 393-425. New York : McGraw-Hill.
- 101 EAKIN R.M., 1965 - Evolution of photoreceptors. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 30, 363-370.
- 102 EAKIN R.M., 1968 - Evolution of photoreceptors. In : Evolutionary biology, vol. 2, New York : Appleton-Century-Crofts, 1968.
- 103 EAKIN R.M. and BRANDENBURGER J.L., 1967 - Differentiation in the eye of a pulmonate snail Helix aspersa. J. Ultrastructure Res., 18, 391-421.
- 104 EAKIN R.M., and WESTFALL J.A., 1964 - Fine structure of the eye of a Chaetognath. J. Cell Biol., 21, 115-132.
- 105 EHINGER B., FALCK B. and MYHRBERG H.E., 1968 - Biogenic monoamines in Hirudo medicinalis. Histochem., 15, 140-149.
- 106 EHLERS E., 1864-1868 - Die Borstenwürmer, Annelida Polychaeta, 2 vol., Leipzig, Engelmann.
- 107 ERSPAMER V., 1957 - Occurrence and distribution of 5-hydroxytryptamine (Enteramine) in the living organism. Z. Vitamin-, Hormon- und Fermentforsch., 2, 74-96.
- 108 ERSPAMER V., 1963 - 5-hydroxytryptamine. In : Comp. Endocr. (Eds. U.S. von Euler and H. Heller), 2, 159-181. New York : Academic Press.

- 1961
- 109 EULER U.S. von : Occurrence of catecholamines in Acrania and Invertebrates. Nature, London, 190, 170-171.
- 110 EULER U.S. von, 1963 - Chromaffin cell hormones. Chap. VII, 258-290. In : Comp. Endocr. 1, Academic Press, New York and London ; Ed. U.S. von Euler and H. Heller.
- 111 FALCK B., 1962 - Observations on the possibilities of the cellular localization of monoamines by a fluorescence method. Acta physiol. scand, 56, Suppl. 197, 1-25.
- 112 FALCK B., HILLARP N.Å., THIEME G. and TORP A., 1962 - Fluorescence of catecholamines and related compounds condensed with formaldehyde. J. Histochem. Cytochem., 10, 348-354.
- 113 FALCK B. and OWMAN C., 1965 - A detailed methodological description of the fluorescence method for the cellular demonstration of biogenic monoamines. Acta Univ. Lund Sect. II, 7, 1-23.
- 114 FISCHER A. und BROKELMANN J., 1966 - Das Auge von Platynereis dumerilii (Polychaeta). Sein Feinbau im ontogenetischen und adaptiven Wandel. Z. Zellforsch., 71, 217-244.
- 115 FLOREY E. and FLOREY E., 1965 - Cholinergic neurons in the Onychophora : a comparative study. Comp. Biochem. Physiol., 15, 125-136.
- 116 FOLLENTUS E., 1965 - Bases structurales et ultrastructurales des corrélations diencephalo-hypophysaires chez les Sélaciens et les Téléostéens. Arch. Anat. micr. et Morph. exp., 54, 195-216.
- 117 FUXE K., HOKFELT T. and NILSSON O., 1965 - A fluorescence and electronmicroscopic study on certain brain regions rich in monoamine terminals. Amer. J. Anat., 117, 33-45.

- 118 FUXE K., HOKFELT T., REINIUS S. and NILSSON O., 1966 - A fluorescence and electron microscopic study on central monoamine nerve cells. *Anat. Rec.*, 155, 33-40.
- 119 GABE M., 1953 - Sur quelques applications de la coloration par la fuchsine paraldéhyde. *Bull. Microscop. Appl.*, 3, n° 11-12, 153-162.
- 120 GABE M., 1954 - La neurosécrétion chez les Invertébrés. *Ann. Biol.*, 30, 6-62.
- 121 GABE M., 1966 - Neurosécrétion. Gauthier-Villars ed. Paris.
- 122 GASKELL J.F., 1914 - The chromaffine system of Annelids and the relation of this system to the contractile vascular system in the leech, *Hirudo medicinalis*. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 205, 153-211.
- 123 GASKELL J.F., 1919 - Adrenalin in Annelids. A contribution to the comparative study of the origin of the sympathetic and the adrenalin-secreting systems and of the vascular muscles which they regulate. *J. Gen. Physiol.* 2, 73-86.
- 124 GERSCH M. und UDE J., 1967 - Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Dynamik neurosekretorischer zellen von *Enchytraeus* (Oligochaeta). *Z. Zellforsch.*, 81, 374-389.
- 125 GERSCH M. und UDE J., 1970 - Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Beeinflussung der Dynamik neurosekretorischer Zellen von *Enchytraeus* (Oligochaeta) durch Aktinomycin D. *Z. Zellforsch.*, 107, 87-103.
- 126 GERSCHENFELD H.M., 1963 - Observations on the ultrastructure of synapses in some pulmonate molluscs. *Z. Zellforsch.*, 60, 258-275.
- 127 GERSCHENFELD H.M., 1966 - Chemical transmitters in Invertebrate nervous systems. *Symp. Soc. Exptl. Biol.*, 20, 299-323.
- 128 GOLDING D.W., 1967 a - Neurosecretion and regeneration in *Nereis*. *Gen. comp. Endocrinol.*, 8, 348-367.

- 129 GOLDING D.W., 1967 b - Regeneration and growth control in Nereis. J. Embryol. Exp. Morph., 18, 67-90.
- 130 GOLDING D.W., 1967 c - The diversity of secretory neurons in the brain of Nereis. Z. Zellforsch., 82, 321-344.
- 131 GOLDING D.W., 1970 - The infracerebral gland in Nephtys. A possible neuroendocrine complex. Gen. comp. Endoc., 14, 114-126.
- 132 GOLDING D.W., BASKIN D.G. and BERN H.A., 1968 - The infracerebral gland. A possible Neuroendocrine complex in Nereis. J. Morph., 124, 187-216.
- 133 GOMORI G., 1941 - Observations with differential stains on human islets of Langerhans. Am. J. Pathol., 17, 395-406.
- 134 GRASSE P.P., 1959 - Traité de Zoologie. T. V, fasc. 1, Annélides. Masson et Cie.
- 135 GRILLO M.A., 1966 - Electron microscopy of sympathetic tissue. Pharmacol. Rev., 18, 387-399.
- 136 GUSTAFSON G., 1930 - Anatomische Studien über die Polychäten-Familien Amphinomidæ und Euprosynidæ. Zool. Bidr. Uppsala, 12, 305-471.
- 137 HAGADORN I.R., 1958 - Neurosecretion and the brain of the rhynchobdellid leech, Theromyzon rude (Baird). J. Morph., 102, 55-90.
- 138 HAGADORN I.R., 1962 a - Neurosecretory phenomena in the leech, Theromyzon rude. Mem. Soc. Endoc., 12, 313-321.
- 139 HAGADORN I.R., 1962 b - Functional correlates of neurosecretion in the rhynchobdellid leech, Theromyzon rude. Gen. comp. Endoc., 2, 516-540.
- 140 HAGADORN I.R., 1966 a - The histochemistry of the neurosecretory system in Hirudo medicinalis. Gen. comp. Endocr., 6, 288-294.

- 141 HAGADORN I.R., 1966 b - Neurosecretion in the Hirudinea and its possible role in reproduction. Amer. Zool., 6, 251-261.
- 142 HAGADORN I.R., BERN H.A. et NISHIOKA R.S., 1963 - The fine structure of the supraoesophageal ganglion of the rhynchobdellid leech Theromyzon rude, with special reference to neurosecretion. Z. Zellforsch., 58, 714-758.
- 143 HALMI N.S., 1952 - Differentiation of the two types of basophilis in the adeno-hypophysis of the rat and mouse. Stain Technol., 27, 61-64.
- 144 HAMA K., 1960 - The fine structure of some blood vessels of the earthworm, Eisenia foetida. J. Biophysic. Biochem. Cytol., 7, 717-724.
- 145 HAMAKER J.I., 1898 - The nervous system of Nereis virens Sars. A study in comparative neurology. Bulletin of the museum of comparative Zoology. Harvard college, 32, 1-124.
- 146 HANSTRÖM B., 1927 - Das zentrale und periphere Nervensystem des Kopflappens einiger Polychäten. Z. Morphol. Oekol. Tiere, 7, 543-596.
- 147 HANSTRÖM B., 1928 - "Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere". Springer, Berlin.
- 148 HANSTRÖM B., 1931 - Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen. Z. Morphol. Oekol. Tiere, 23, 80-236.
- 149 HANSTRÖM B., 1954 - On the transformation of ordinary nerve cells into neurosecretory cells. Kgl. Fysiogr. Sällsk. Lund. Förh., 24, 8, 1-8.
- 150 HARMS W.R., 1948 - Über ein inkretorisches Cerebrallorgan bei Lumbriciden, sowie Beschreibung eines verwandten Organs bei drei neuen Lycastis Arten. Arch. Entw. Mech. Org., 143, 332-346.
- 151 HATSCHEK B., 1891 - Lehrbuch der Zoologie. Eine morphologische Uebersicht des Tierreiches zur Einführung in das Studium dieser Wissenschaft Dritte Lieferung. Iena, Verl. von G. Fischer, 127 p.

- 152 HAUENSCHILD C., 1955 - Photoperiodizität als Ursache des von der Mondphase abhängigen Metamorphose-Rhythmus bei dem Polychaeten Platynereis dumerilii. Z. Naturforsch., 10 b, 658-662.
- 153 HAUENSCHILD C., 1956 a - Hormonale Hemmung der Geschlechtsreife und Metamorphose bei dem Polychaeten Platynereis dumerilii. Z. Naturforsch., 11 b, 125-132.
- 154 HAUENSCHILD C., 1956 b - Weitere Versuche zur Frage des Juvenilhormons bei Platynereis dumerilii. Z. Naturforsch., 11 b, 610-611.
- 155 HAUENSCHILD C., 1956 c - Neue experimentelle Untersuchungen zum Problem der Lunarperiodizität. Photoperiodizität als Ursache des lunaren Schwärmerhythmus bei dem Polychaeten Platynereis dumerilii. Naturwiss., 16, 361-363.
- 156 HAUENSCHILD C., 1959 - Zyklische Veränderungen an den inkretorischen Drüsenzellen im Prostomium des Polychaeten Platynereis dumerilii als Grundlage der Schwärmerperiodizität. Z. Naturforsch., 14, 81-87.
- 157 HAUENSCHILD C., 1960 a - Abhängigkeit der Regenerationsleitung von der inneren Sekretion im Prostomium bei Platynereis dumerilii. Z. Naturforsch., 15 b, 52-55.
- 158 HAUENSCHILD C., 1960 b - Lunar periodicity. Cold Spring Symposia, Quant. Biol., 25, 491-497.
- 159 HAUENSCHILD C., 1963 - Postembryonale Entwicklungsteuerung durch ein Gehirnhormon bei Platynereis dumerilii. Verhandl. deutsch. Zool. Gesellsch. (München, 1963), 3-120.
- 160 HAUENSCHILD C., 1965a- Fortpflanzung bei Anneliden. IVe Symp. Endoc. Comp. ; Arch. Anat. micr. et Morph. exp., 54, 429-452.
- 161 HAUENSCHILD C., 1965 b - Hormone bei Nereiden und anderen niederen Wirbellosen. Zool. Jb. Physiol., 71, 511-544.

- 162 HAUENSCHILD C., 1966 - Der hormonale Einfluss des Gehirns auf die sexuelle Entwicklung bei dem Polychaeten Platynereis dumerilii. Gen. comp. Endoc., 6, 26-73.
- 163 HAUENSCHILD C. et FISCHER A., 1962 - Neurosecretory control of development in Platynereis dumerilii. Mem. Soc. Endocrinol., 12, 297-312.
- 164 HEMPELMANN F., 1931 - Erste und zweite Klasse der Vermes Polymera (Annelida), Archannelida. Unringel Würmer und Polychaeten Borsten Würmer. Kükenthal's Handbuch der Zoologie, 2, n° 12.
- 165 HERIANT-MEEWIS H., 1955 - Neurosécrétion chez les Oligochètes. Acad. Roy. de Belgique, Bull. Cl. des Sc., 41, 500-508.
- 166 HERIANT-MEEWIS H., 1956 a - Croissance et neurosécrétion chez Eisenia foetida Sav. Ann. Sc. nat. Zool., 11e s., 18, 185-198.
- 167 HERIANT-MEEWIS H., 1956 b - Phénomènes neurosécrétoires et ponte chez Eisenia foetida. C.R. Acad. Sc., 243, 823-825.
- 168 HERIANT-MEEWIS H., 1957 - Reproduction et neurosécrétion chez Eisenia foetida Sav. Ann. Soc. Roy. Zool. de Belgique, 87, 151-183.
- 169 HERIANT-MEEWIS H., 1959 a - Evolution des caractères sexuels au cours de la croissance et de la reproduction chez Eisenia foetida. Ann. Soc. Roy. Zool. de Belgique, 89, 281-336.
- 170 HERIANT-MEEWIS H., 1959 b - Phénomènes neurosécrétoires et sexualité chez Eisenia foetida. C.R. Acad. Sc., 248, 1405-1407.
- 171 HERIANT-MEEWIS H. et VAN DAMME N., 1962 a - Neurosecretion and wound-healing in Nereis diversicolor et Eisenia foetida. C.R. Acad. Sci., 255, 2291-2293.
- 172 HERIANT-MEEWIS H. et VAN DAMME N., 1962 b - Neurosecretion and wound-healing in Nereis diversicolor. Mem. Soc. Endocrinol., 12, 287-295.

- 173 HERMANS C.O., 1969 - Fine structure of the segmental ocelli of Armandia brevis (Polychaeta : Opheliidae). Z. Zellforsch., 96, 361-371.
- 174 HESSE R., 1899 - Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. V. Die Augen polychäter Anneliden. Z. Wiss. Zool., 65, 446-516.
- 175 HOKFELT T., 1968 - In vitro studies on central and peripheral monoamine neurons at the ultrastructural level. Z. Zellforsch., 91, 1-74.
- 176 HOLMES W., 1947 - In "Recent advance in clinical Pathology" Ed. Dyke, 1ère édit., Churchill, London.
- 177 HOLMGREN N., 1916 - Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychäten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. Kgl Svenska Vetenskapsakad. Handl., 56 (1), 1-303.
- 178 HOWIE D.I.D., 1962 - Neurosecretion in relation to spawning and maturation of the gametes in Arenicola marina L. Gen. comp. Endoc., 2, 624.
- 179 HOWIE D.I.D., 1963 - Experimental evidence for the humoral stimulation of ripening of the gametes and spawning in the Polychaete Arenicola marina L. Gen. comp. Endoc., 3, 660-668.
- 180 HOWIE D.I.D., 1965 - Problems relating to the site of secretion of the maturation hormone in the lugworm Arenicola marina L. Illrd Conf. of Europ. Comp. Endoc., Gen. comp. Endoc., 5, 686.
- 181 HOWIE D.I.D., 1966 - Further data relating to the maturation hormone and its sites of secretion in Arenicola marina L. Gen. comp. Endoc., 6, 347-361.
- 182 ITO Y., KURIYAMA H. and TASHIRO N., 1969 - Effects of γ -aminobutyric acid and picrotoxin on the permeability of the longitudinal muscle of the earthworm to various anions. J. Exp. Biol., 51, 363-375.

- 183 JUTISZ M., PALOMA de la LLOSA, 1969 - L'adénosine-3', 5'-monophosphate cyclique, un intermédiaire probable de l'action de l'hormone hypothalamique FRF. C.R. Acad. Sci., 268, 1636-1639.
- 184 KERNEIS A., 1968 - Nouvelles données histochimiques et ultrastructurales sur les photorécepteurs "branchiaux" de Dasychone bombyx Dalyell (Annélide Polychète). Z. Zellforsch., 86, 280-292.
- 185 KEFERSTEIN W., 1862 - Untersuchungen über niedere Seethiere. Zeitsch. für wiss. Zool., 12, 1-147.
- 186 KLEINENBERG N., 1886 - Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Nebst Bemerkungen über die Entwicklung anderer Polychaeten. Zeitsch. für wiss. Zool., 44, 1-227.
- 187 KNOWLES F., 1965 a - Neuroendocrine correlations at the level of ultrastructure. Arch. Anat. microscop. Morphol. exptl, 54, 343-358.
- 188 KNOWLES F., 1965 b - Evidence for a dual control, by neurosecretion, of hormone synthesis and hormone release in the pituitary of the dogfish Scylliorhinus stellaris. Phil. Trans. Roy. Soc., B 249, 435-456.
- 189 KNOWLES F. et BERN H.A., 1966 - Function of neurosecretion in endocrine regulation (Lond.), 210; 271-272.
- 190 KNOWLES F., VOLLRATH L. and NISHIOKA R.S., 1967 - Dual neurosecretory innervation of the adenohypophysis of Hippocampus, the sea-horse. Nature, Lond., 214, 309.
- 191 KOEHLIN N., 1966 - Ultrastructures du plexus sanguin périoesophagien ; ses relations avec la néphridie de Sabella pavonina Savigny. C.R. Acad. Sci., 262, 1266-1269.
- 192 KORN H., 1958 - Vergleichend-embryologische Untersuchungen an Harmathoe Kinberg, 1857 (Polychaeta, Annelida). Organogenese und Neurosekretion. Zeitsch. für wiss. Zool., 161, 345-443.

- 193 KOSTOWSKI W., 1965 - Studies on the effect of acetylcholine and serotonin on ganglion conduction in the leech (Hirudo medicinalis). Acta physiol. Pol., 16, 457-463.
- 194 KRASNE F.B., LAWRENCE P.A., 1966 - Structure of the photoreceptors in the compound eyespots of Branchioma vesiculosum. J. Cell Sci., 1, 239-248.
- 195 LANCASTER S., 1939 - Nature of the chromaffin cells in certain annulates and arthropods. Trans. Amer. micr. Soc., 58, 90-96.
- 196 LISON L., 1960 - Histochimie et cytochimie animales. Principes et méthodes. Paris : Gauthiers-Villars éd.
- 197 LUFT J.H., 1961 - Improvements in epoxy resin embedding methods. J. Biophys. Biochem. Cytol., 9, 409-414.
- 198 LUTZ H., COLLIN J.P., 1967 - Sur la régression des cellules photoréceptrices épiphysaires chez la tortue terrestre : Testudo hermanni (Gmelin) et la phylogénie des photorécepteurs chez les Vertébrés. Bull. Soc. Zool. France, 92, n° 4, 797-808.
- 199 MALECHA J., 1967 - Etude en culture organotypique de l'influence endocrine de la masse nerveuse péripharyngienne sur la maturation testiculaire chez Hirudo medicinalis L. C.R. Acad. Sci., 265, 1806-1808.
- 200 MALECHA J., 1970 a - Etude, en culture organotypique, du contrôle hormonal de la spermatogenèse chez Hirudo medicinalis (**Hirudinée** Gnathobdelliforme). Gen. comp. Endoc., 14, n° 2, 313-320.
- 201 MALECHA J., 1970 b - Influence de la température sur la spermatogenèse et l'activité neurosécrétrice d'Hirudo medicinalis L. (Hirudinée Gnathobdelliforme). Gen. comp. Endocr., 14, 368-380.
- 202 MANARANCHE R., 1968 - Sur la présence de cellules d'allure photoréceptrice dans le ganglion cérébroïde de Glycera convoluta (Annélide Polychète). J. Microscopie, 7, 44 a.

- 203 MILNE-EDWARDS H., 1838 - Recherches pour servir à l'histoire de la circulation du sang chez les Annélides. Ann. Soc. Nat. Zool. (2), 10, 193-221.
- 204 MORGAN M. and MANDELL A.J., 1969 - Indole-(ethyl)-amine N-methyltransferase in the brain. Science, 165, 492-493.
- 205 MORIN W.A. and ATWOOD H.L., 1969 - A comparative study of gamma-aminobutyric acid uptake in Crustacean nerve-muscle preparations. Comp. Biochem. Physiol., 30, 577-583.
- 206 MYHRBERG H.E., 1967 - Monoaminergic mechanisms in the nervous system of Lumbricus terrestris (L.). Z. Zellforsch., 81, 311-343.
- 207 MYHRBERG H.E. et ROSENGREN E., 1967 - in MYHRBERG, 1967.
- 208 NISHIOKA R.S. and BERN H.A., 1968 - Ultrastructural study of the innervation of the pituitary of the teleost Tilapia mossambica. in GOLDING, et al., 1968.
- 209 ODHIAMBO T.R., 1966 a - The fine structure of the corpus allatum of the sexually mature male of the desert locust. J. Insect Physiol., 12, 819-828.
- 210 ODHIAMBO T.R., 1966 b - Ultrastructure of the development of the corpus allatum in the adult male of the desert locust. J. Insect Physiol., 12, 995-1002.
- 211 OGAWA F., 1939 - The nervous system of earthworm (Pheretima communissima) in different ages. Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ., 13, 395-488.
- 212 OOSAKI T., 1966 - Observations on the ultrastructure of nerve cells in the brain of the earthworm, Eisenia foetida, with special reference to neurosecretion. Z. Zellforsch., 72, 534-542.
- 213 ORRHAGE L., 1966 - Über die Anatomie des zentralen Nervensystemes der sedentären Polychaeten. Ein Beitrag zur Diskussion über die Architektur des Polychaeten-Gehirns und über den Begriff Palpen bei den Borstenwürmern. Arkiv. för Zoologi, 19, 99-133.

- 214 PELLEGRINO DE IRALDI A. et DE ROBERTIS E., 1962 - in DE ROBERTIS E. (1964).
"Histophysiology des synapses et neurosécrétion". 7-252. Gauthier-
Villars, Paris.
- 215 PEREZ H.V.Z., 1942 - On the chromaffin cells of the nerve ganglia of Hirudo
medicinalis, Lin. J. comp. Neurol., 76, 367-401.
- 216 PHILLIPS D.M., 1969 - Exceptions to the prevailing pattern of tubules (9+9+2)
in the sperm flagella of certain Insect species. J. Cell Biol., 40,
28-43.
- 217 PORCHET M., 1967 - Rôle des ovocytes submatures dans l'arrêt de l'inhibition
cérébrale chez Perinereis cultrifera Grube (Annélide Polychète).
C.R. Acad. Sci., 265, 1394-1396.
- 218 PORCHET M., 1970 - Relations entre le cycle hormonal cérébral et l'évolution
ovocytaire chez Perinereis cultrifera Grube (Annélide Polychète).
Gen. comp. Endocr., sous presse.
- 219 PRENANT M., 1927 - Note sur l'appareil circulatoire des Nereis. Bull. Soc. Zool.
France, 52, 527-537.
- 220 PRUVOT G., 1885 - Recherches anatomiques et morphologiques sur le système ner-
veux des Annélides Polychètes. Arch. Zool. exp. et gén., (sér. 2),
III, 211-336.
- 221 QUATREFAGES A. de, 1865 - Histoire naturelle des Annélides marins et d'eau
douce (Annélides et Gephyriens). Paris Lib. Encycl. Roret.
- 222 RACOVITZA E., 1896 - Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Polychètes
(Anatomie, morphologie, histologie). Arch. Zool. exp. et gén.
(Troisième série), IV, 133-343.
- 223 RATHKE , 1837 - De bopyre et Nereide commentationes anatomico-physiologicae
duae Riga et Dorpart. In BOBIN, 1951.

- 224 RETZIUS G., 1891 - Zur Kenntnis des centralen Nervensystems der Hirudineen. In : Biologische Untersuchungen, N.F., 2, 13-25. Stockholm : Samson und Wallin.
- 225 RETZIUS G., 1895 - Zur Kenntniss des Gehirnganglions und sensiblen Nervensystems von Polychaeten. Biolog. Untersuch. neue Folge., 2, 1-28.
- 226 REYNOLDS E.S., 1963 - The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol., 17, 208-212.
- 227 RICHARD A., 1964 - Contribution à l'étude du cerveau des Néréidiens (Annélides Polychètes). Vascularisation, neurosécrétion. Diplôme d'Etudes Supérieures (Sci. Nat.), Lille, 1-85.
- 228 ROBERTSON D.R., 1967 - The ultimobranchial body in Rana pipiens. III. Sympathetic innervation of the secretory parenchyma. Z. Zellforsch., 78, 328-340.
- 229 ROHLICH P., AROS B. et VIGH B., 1962 - Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Neurosekretion im cerebral Ganglion des Regenwurmes (Lumbricus terrestris). Z. Zellforsch., 58, 524-545.
- 230 ROHLICH P., AROS B. et VIRAGH Sz., 1970 - Fine structure of photoreceptor cells in the Earthworm, Lumbricus terrestris. Z. Zellforsch., 104, 345-357.
- 231 RUDALL K.M., 1955 - The distribution of chitin and collagen. Symp. Soc. exp. Biol., 9, 49-70.
- 232 RUDE S., 1966 - Monoamine-containing neurons in the nerve cord and body wall of Lumbricus terrestris. J. comp. Neurol., 128, 397-412.
- 233 RULLIER L., 1950 - Rôle de l'organe nucal des Annélides Polychètes. Extrait, Bull. Soc. Zool. Franc., 75, n° 1, 18-24.
- 234 SAUSSEY M., 1966 - Contribution à l'étude des phénomènes de diapause et de la régénération caudale chez Allolobophora icterica (Savigny) (Oligochète Lombricien). Mém. Soc. Linn. Normandie (N.S.) (Zool.), 3 11-158.

- 235 SCHAEFER K., 1939 - Lage und Sekretion der Drüsenervenzellen von Nereis diversicolor Müll. Zool. Anz., 125, 195-202.
- 236 SCHAIN R.J., 1961 - Effects of 5-hydroxytryptamine on the dorsal muscle of the leech (Hirudo medicinalis). Brit. J. Pharmacol., 16, 257-261.
- 237 SCHARRER B., 1936 - Über "Drüsenervenzellen" im Gehirn von Nereis virens Sars. Zool. Anz., 113, 299-302.
- 238 SCHARRER B., 1937 - Über sekretorisch tätige Nervenzellen bei wirbellosen Tieren. Naturwissenschaften, 25, 131-138.
- 239 SCHARRER B., 1963 - Neurosecretion XIII. The ultrastructure of the corpus cardiacum of the insect Leucophaea maderae. Z. Zellforsch., 60, 761-796.
- 240 SCHARRER B., 1968 - Neurosecretion. XIV. Ultrastructural study of sites of release of neurosecretory material in Blattarian Insects. Z. Zellforsch., 89, 1-16.
- 241 SCHARRER B., 1969 - Neurohumors and neurohormones : definitions and terminology. J. of Neuro-Visceral Relations, Suppl. IX, 1-20.
- 242 SCHARRER E., 1964 - Photo- neuro- endocrine systems : general concepts. Annals New-York Acad. of Sciences, 117, n° 1, 13-22.
- 243 SCHARRER E. et BROWN S., 1961 - Neurosecretion XII. The formation of neurosecretory granules in the earthworm, Lumbricus terrestris. Z. Zellforsch., 54, 530-540.
- 244 SCHARRER E. et BROWN S., 1962 a - Neurosecretion in Lumbricus terrestris. Gen. comp. Endoc., 2, 1-3.
- 245 SCHARRER E. et BROWN S., 1962 b - Electron-microscopic studies of neurosecretory cells in Lumbricus terrestris. Mem. Soc. f. Endoc., 12, Neurosecretion. Acad. Press, London, 103-105.

- 246 SCHARRER E., SCHARRER B., 1963 - Neuroendocrinology. 289 p. Columbia Univ. Press, New York.
- 247 SCHRÖDER G., 1886 - Anatomisch-histologische Untersuchung von Nereis diversicolor, O.F. Müller. Inaug. Dissertation Rathenow. Carl Köppel, 43 p.
- 248 SMITH J.E., 1957 - The nervous anatomy of the body segments of Nereid Polychaetes. Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 240, 136-196.
- 249 STORCH V. et WELSCH U., 1969 - Zur Feinstruktur des Nuchalorgans von Eurythoë complanata (Pallas) (Amphinomidae, Polychaeta). Z. Zellforsch., 100, 411-420.
- 250 TAKEUCHI N., 1965 - Incretory elements in the brain of Nereids with special reference to secretory nature of the neurosensory cells in the nuchal center. Sci. Rept. Tôhoku Univ. Fourth Ser. (Biol.), 31, 125-133.
- 251 TAKEUCHI N., 1968 - Structure of intraganglionic capillary in neuropil of the cerebral ganglion of earthworm with special reference to the neurosecretion. The Science Reports of the Tôhoku University Fourth Series, Biology, XXXIV, n° 1.
- 252 TAKEUCHI A. and TAKEUCHI N., 1965 - Localized action of gamma-amino-butyric acid on the crayfish muscles. J. Physiol., Lond., 177, 225-238.
- 253 TAKEUCHI A. and TAKEUCHI N., 1966 - A study of the inhibitory action of amino-butyric acid on neuromuscular transmission in the crayfish. J. Physiol., Lond., 183, 418-432.
- 254 TAUC L., 1967 - Transmission in Invertebrate and Vertebrate ganglia. Physiol. Rev., 47, 521-593.
- 255 TAXI J. et GAUTRON J., 1969 - Données cytochimiques en faveur de l'existence de fibres nerveuses sérotoninergiques dans le coeur de l'Aplysie, Aplysia californica. J. Microscopie, 8, n° 5, 627-636.

- 256 TEICHMANN V.I., AROS B., VIGH B., KORITSANSZKY S., 1965 - Histochemische Untersuchung Gomori-positiver Gliazellen im Regenwurm (Lumbricus terrestris, Eisenia foetida). Zool. Jahrb. Physiol., 71, 552-557.
- 257 TEICHMANN I., AROS B., 1966 - Fluorescence microscopic demonstration of catecholamine containing nerve cells and fibres in the central nervous system of Invertebrates. Acta morph. Acad. Sci. hung., 14, 350.
- 258 TEICHMANN I., AROS B., VIGH B., 1966 - Histochemical studies on gomori-positive substances. III. Examination of the earthworm's neurosecretory system (Lumbricus herculeus, Eisenia foetida). Acta Biol. Hung., 17 (4), 329-357.
- 259 THIERY J.P., 1967 - Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. J. Microscopie, 6, 987-1018.
- 260 THOMSEN E., LEA A.O., 1969 - Control of the medial Neurosecretory cells by the corpus allatum in Calliphora erythrocephala. Gen. comp. Endoc., 12, 51-57.
- 261 USHERWOOD P.N.R., GRUNDFEST H., 1965 - Peripheral inhibition in skeletal muscle of insects. J. Neurophysiol., 28, 497-518.
- 262 USHERWOOD P.N.R., 1967 - Insect neuromuscular mechanisms. Amer. Zool., 7, 553-582.
- 263 VAN GANSEN P., 1962 - Plexus sanguins du Lombricien Eisenia foetida. Etude au microscope électronique de ses constituants conjonctifs et musculaires. J. Microscopie, 1, 363-376.
- 264 VIVIEN J.H., ROELS B., 1967 - Ultrastructure de l'épiphyse des Chéloniens. Présence d'un "paraboloïde" et de structures de type photorécepteur dans l'épithélium sécrétoire de Pseudemys scripta elegans. C.R. Acad. Sci., 264, 1743-1746.
- 265 WALKER S.M., SCHRODT G.R., 1966 - Connections between the T system and sarcoplasmic Reticulum. Anat. Rec., 155, n° 1, 1-10.

- 266 WAREMBOURG M., 1966 - Contribution à l'étude des cellules sécrétrices de la chaîne nerveuse de Nereis pelagica L. D.E.A. Lille, 1-45.
- 267 WAREMBOURG M., 1968 - Contribution à l'étude des différents types de neurones dans la chaîne ventrale des Nereidae (Annélides Polychètes). Thèse de 3ème cycle, Lille, 1-126.
- 268 WAREMBOURG M. et DHAINAUT-COURTOIS N., 1969 - Etude des monoamines biogènes dans le système nerveux des Nereidae (Annélides Polychètes). C.R. Acad. Sci. (Paris), 229, 654-655.
- 269 WELSH J.H., 1958 - Evidence for 5-HT granules in molluscan ganglia. Anat. Rec.; 132, 516.
- 270 WELSH J.H., 1966 - Serotonin and related tryptamine derivatives in snake venoms. Mem. Inst. Butantan. Symp. Internat., 33 (2), 509-518.
- 271 WELSH J.H. and MOORHEAD M., 1960 - The quantitative distribution of 5-hydroxytryptamine in the Invertebrates, especially in their nervous systems. J. Neurochem., 6, 146-169.
- 272 WENSE Th., 1939 - Ueber den Nachweis von Adrenalin in Würmern und Insekten. Pflügers Arch., 241, 284-288.
- 273 WILLIAMS C.M., 1963 - Control of pupal diapause by the direct action of light on the insect brain. Science, 140, 386.
- 274 WILSON D.P., 1932 - The development of Nereis pelagica Linnæus. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 18, 203-217.
- 275 ZIMMERMANN P., 1970 - Beziehungen verschiedenartiger Zellkomplexe des normalen und regenerierenden Nervensystems von Lumbricus terrestris L. zum gefäßsystem. Z. Zellforsch., 106, 423-438.
- 276 Zs. NAGY L., ROZSA K.S., SAIANKI J., FOLDES I., PERENYI L. and DEMETER M., 1965 - Subcellular localization of 5-hydroxytryptamine in the central nervous system of Lamellibranchiates. J. Neurochem., 12, 245-251.

