

N° d'ordre : 227

50376
1970
147

50.376
1970
14B-3

UNIVERSITÉ DE LILLE
FACULTÉ DES SCIENCES

THÈSE

présentée

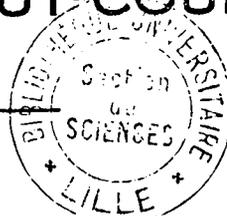
A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE LILLE

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 18 décembre 1970
devant la commission d'examen

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

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 ^{a eu} en ~~a~~ 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'épitoque.

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 ; HERLIANT-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 DIFFERENTES CATEGORIES CELLULAIRES PRESENTES DANS LE GANGLION SUS-OESPHAGIEN (I-VI) ET DE LA CHAINE 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 laissaient 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 fuchsino-philiques.

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 cœur 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.

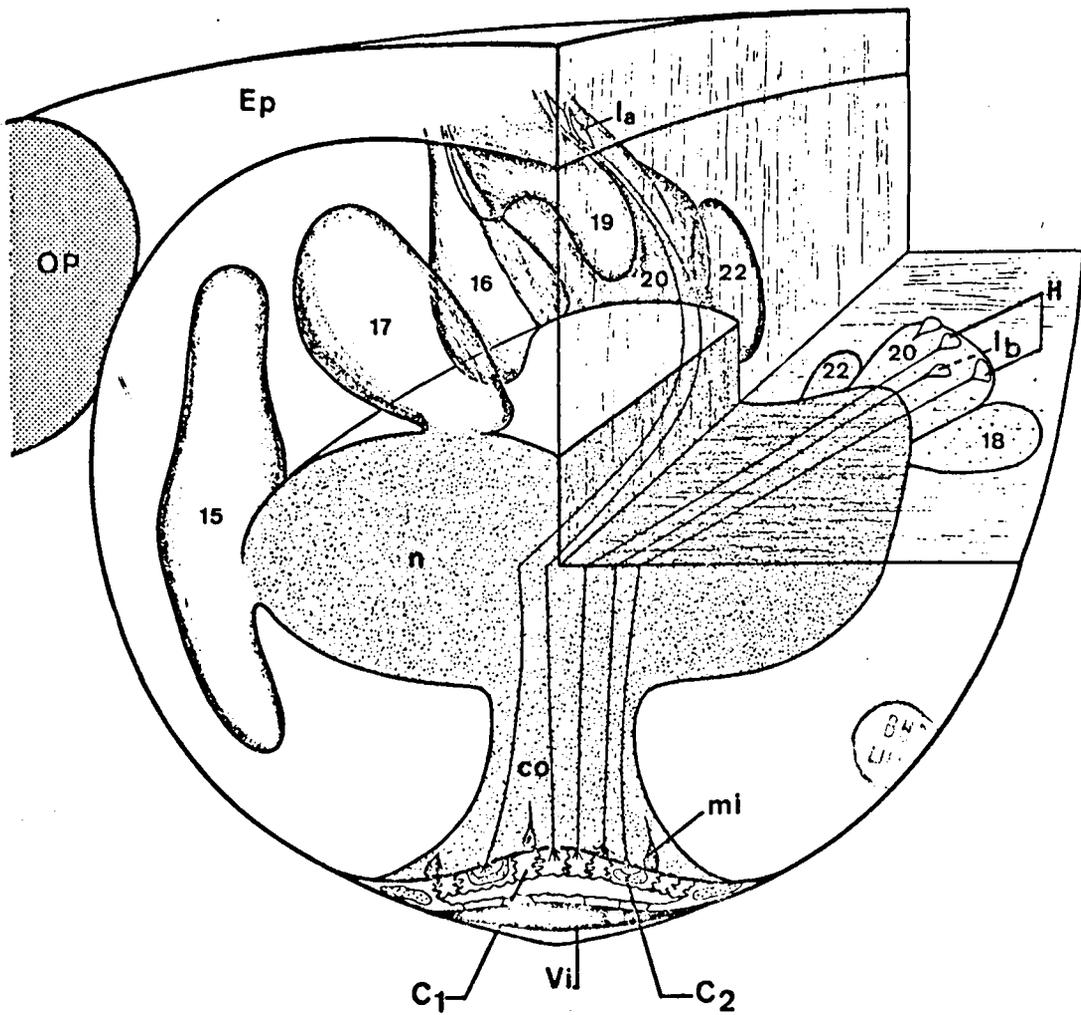
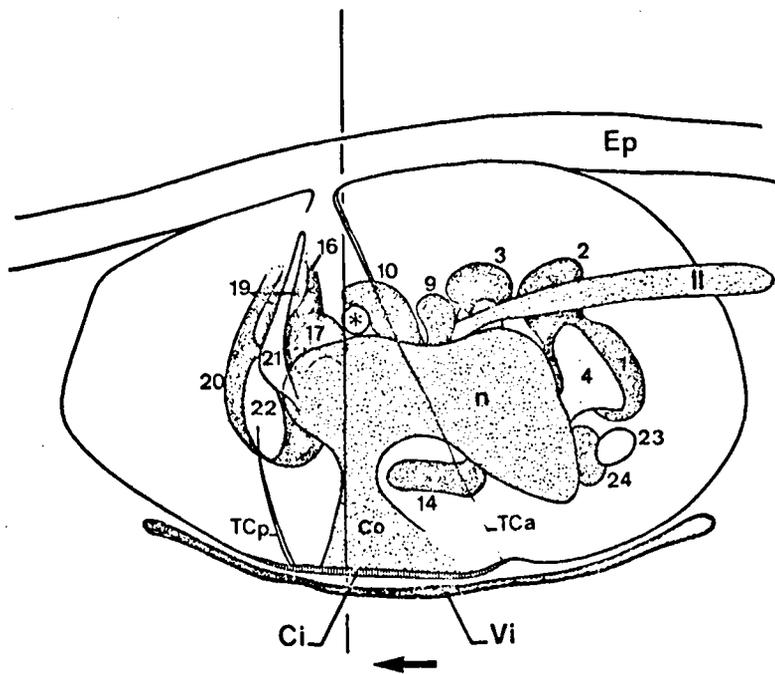
Figure 19

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 la 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 sub-cellulaire 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 BEAUIATON (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 fuchsino-philes 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

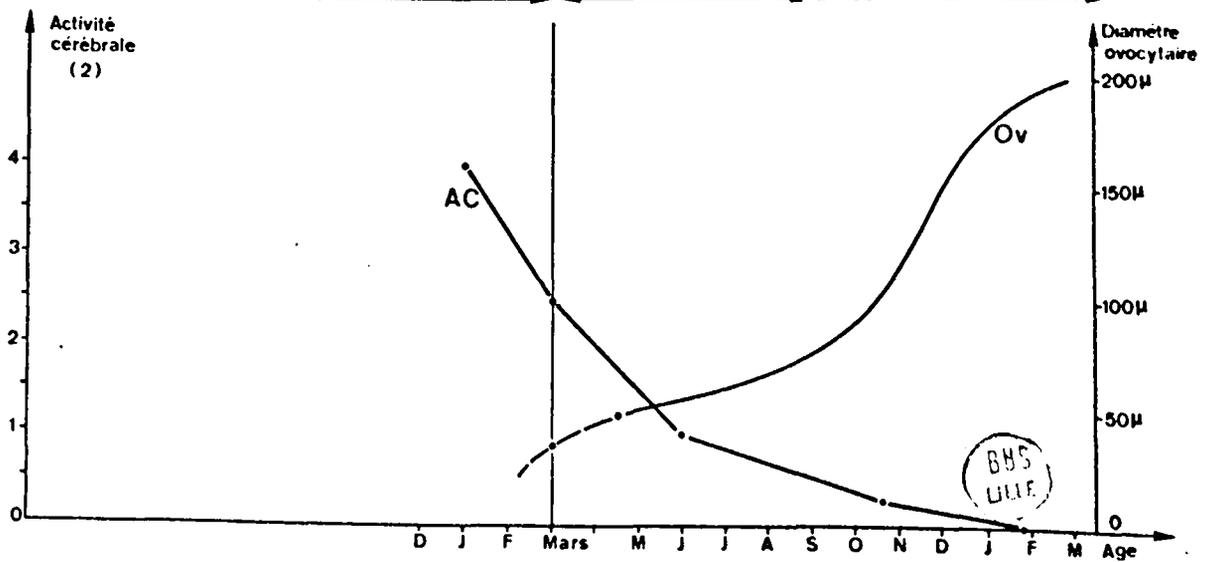
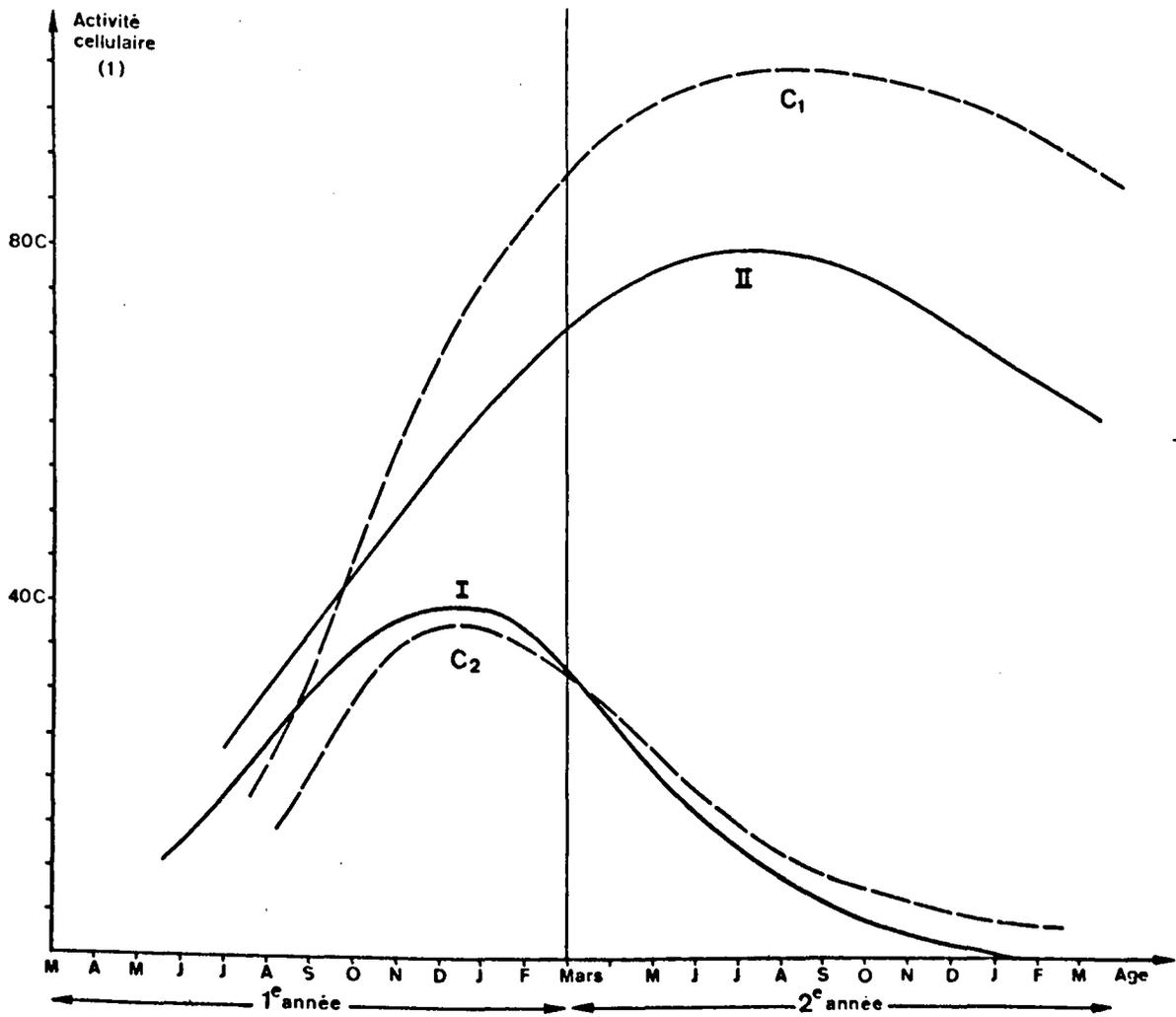
Figure 21

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 dumorilii 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 oocytaire voisin de 70 µ).

MORPHOLOGIE FONCTION, RÔLE PRÉSUMÉ	SYSTÈME NERVEUX CENTRAL						Chaîne nerveuse			GLANDE INFRACRÂNIENNE	
	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	PF ⁺ noyau 20 en parti- culier	VL ⁺ noyau 20	Or 0 ⁺ noyau 18	VL ⁺ Or 0 ⁺ noyau 19	PF ⁺ VL ⁺ nb ⁺ noy ⁺	chromo- phobes C.P. en parti- culier	PF ⁺ groupes antérieurs	VL ⁺ Or 0 ⁺ groupes postérieurs	PF ⁺ VL ⁺ groupe médian et très postérieur	chromophobes	PF ⁺
Groupe amide	+	+	+	+	+		+	+	+		+
Incorporation de Leucine					±			±	±		
Fonction réductrice	tyrosine ?	±			±			- A ±			
Radical indol (tryptophane?)		+									
Bufoténine					+			+			
Acide gamma-aminobutyrique					+			+			
Glucides (APS ⁺)	±	+	++		±		±	±	±		
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. axonales au niveau de l'aire neuroblème	+	+									
Term. axonales présynap- tiques typiques (dans le neuropile)					+			+			
Autres caractères											abondance d'organites cellulaires (mitochon- dries en particulier)
Fonction	neuroé- crétoire (a et b) sécrétoire (c)	neuroé- crétoire	sécrétoire	la "séc- rétion" ? reste intra- cellulaire	sécrétoire (a et b)	?	sécrétoire	sécrétoire	sécrétoire (a et b)	?	sécrétoire
Rôle présumé	Mat. gén. Rég. ?	Mat. gén.		photo- cepteur	associa- tion ; transmis- sion chim- ique (a et b)		?	?	associa- tion ; transmis- sion chim- ique (a et b)	métabolisme ? Mat. gén. (feedback ovocytaire)	Mat. gén.

C.P., *corpora pedunculata* ; Mat. gén., facteur inhibiteur de la maturation génitale ; MO, ME, microscopies optique et électronique ; Rég., régénération ; term., terminaison ; ±, +, ++, 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 NEUROGÈNE	
	GANGLION SUS-OESOPHAGIEN													
	Cellules neurosécrétrices <u>sensu stricto</u>						Neurones "ordinaires"							
	PP*		acidophiles après oxydation VL*		Or O*		monamines biogènes		acide gamma- aminobutyrique					
term.	nat. chimique	rôles	term.	nat. chimique	rôles	term.	nat. chimique	rôles	term.	rôles	term.	rôles		
CHAINAUT-COURTOIS (espèces de <i>Nereidae</i>)	a	peptide & f. rad.	Mat. gén. Nég.	II	peptide & radi- cal indol gl; lip.	Mat. gén.			V				avec cellu- les infra- cérébrales	
CHAINAUT-COURTOIS (<i>N. pelagica</i> L.)									V ₁ b) moteur; (bufo- Nég. ténine)	V ₂ a) moteur			C ₁ et C ₂	
CLARK (1955 à 1959) (12 espèces de <i>Nereididae</i>)	B; C	glycol- po- protéique	Mat. gén.	A									avec cellu- les infra- cérébrales	
GOLDING (1970) <i>N. caecoides</i>													1 type décrit	
HUMIE (1965, 1966) <i>Arenicola marina</i> L.	*		Mat. gén.											
TEICHMANN, AROS, VIGH (1966) <i>Lumbricus terrestris</i> <i>Eisenia foetida</i> Sav.	1 A-2	peptide & f. rad. et & rad. indol (pour A ₂ et A ₃)	Mat. gén.						dont B					
TEICHMANN, AROS (1966) RIDE (1966) MORUANO (1967) <i>Lumbricus terrestris</i> L. <i>Eisenia foetida</i> Sav.									testéchole tiamine; (B); 15-HT et; testéchole tiamine					
MERLANT-MEERIS (1955 à 1959) <i>Eisenia foetida</i> Sav.			(Cr. Mat. gén. (cellules "a")											
BERJON et MAUNIER (1968)			Mat. gén.						(Cr; Nég. (cell. B)					
HAGADORN (1958 à 1966) <i>Theromyzon rude</i> Baird <i>Hirudo medicinalis</i>	1 2	peptide & f. rad. gl; lip.	Mat. gén.	B2	peptide A; rad. indol; gl; lip.	Mat. gén.	B1	gl; lip; lip; pept.						
MALECHA (1967 - 1970) <i>Hirudo medicinalis</i>	1 2		Mat. gén.											
HAGADORN et al. (1963) <i>Theromyzon rude</i> Baird	1			2										

Cell., cellules; Cr, croissance; f, fonction; PP*, fuchsinophiles; gl, glucide; lip., lipide; ME, MO, microscopie électronique et optique; nat., nature; Or O*, affinité pour l'orangé O; Mat. gén., Mat. gén., facteur inhibiteur ou stimulateur de la maturation génitale; rad, radical indol; régénération; term., terminologie; VL*, affinité pour le vert lumineux; *, présence.

BIRG
LILLE

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 UOE, 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 neurosecrétoire 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 neurohémiales, 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 révèle 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, Nephtyidae (?), 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 Nephtyidae).

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, Nephtyidae) 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), fuchsinophiles, 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.

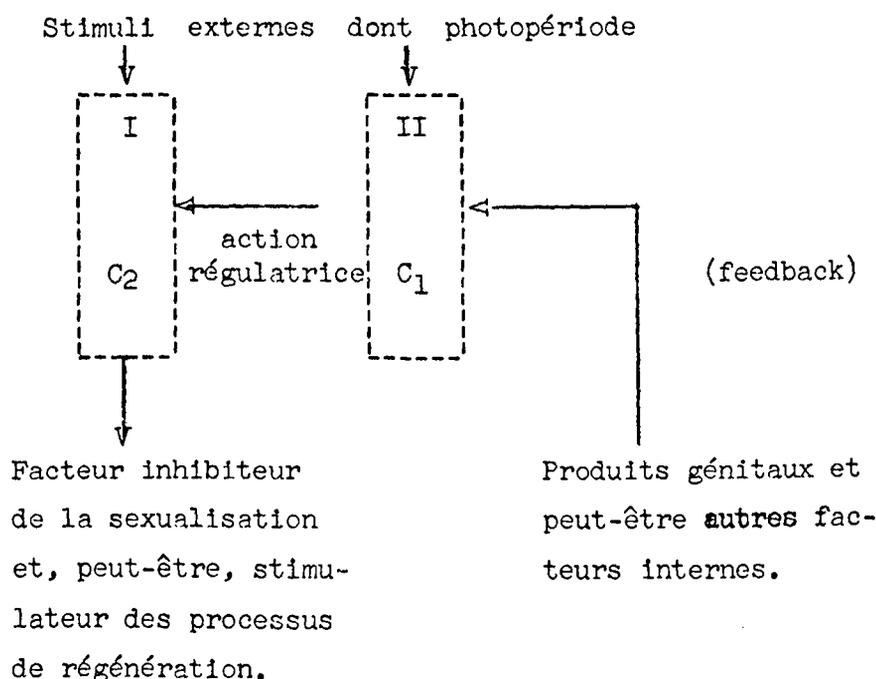
Cette apparition de l'organe endocrine semble plaider en faveur d'une évolution parallèle à celle observée chez certains Mollusques.

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 métapirone, 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 (photo-période 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 puriques 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

- AGHAJANIAN G.K. and BLOOM F.E., 1966 a - Electron-microscopic autoradiography of rat hypothalamus after intraventricular H^3 -norepinephrine. *Science*, 153, 308-310.
- 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.
- 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.
- ÅKESSON B., 1968 - The ontogeny of the Glycerid prostomium (Annelida ; Polychaeta). *Acta Zoologica*, 49, 203-217.
- ANDERSON R. et FANGE R., 1967 - Pharmacologic receptors of an Annelid Lumbricus terrestris. *Arch. Intern. Physiol. Biochem.*, 75 (3), 461-468.
- AROS B., VIGH B., 1962 - Neurosecretion as a holocrine gland function in Lumbricidae. *Acta biol. Acad. Hung.*, 13 (2), 177-192.
- BARNES B.G., 1961 - Ciliated secretory cells in the pars distalis of the mouse hypophysis. *J. Ultrastructure Res.*, 5, 453-467.
- BASKIN D.G. and GOLDING D.W., 1968 - Morphological evidence a presumptive neuro-endocrine complex in Polynoids. *American Zool.*, 8, 107.
- BAUCHAU A.G., 1968 - La sérotonine dans le règne animal. Extrait de la *Revue des questions Scientifiques*, 139, n° 3, 379-399.
- BEAULATON J., 1967 - Localisation d'activités lytiques dans la glande prothoracique du Ver à soie du chêne (Antheraea pernyi Guer) au stade pré-nympheal. 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 - Über 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 CLARK A.W., 1967 - The fine structure of the eye of the leech, Helobdella stagnalis. J. Cell Sci., 2, 341-348.
- 43 CLARK M.E., 1966 - Histochemical localization of monoamines in the nervous system of the polychaete Nephtys. Proc. Roy. Soc., B 165, 308-325.
- 44 CLARK 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 CLARK 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 CLARK R.B., 1959 - The neurosecretory system of the supra-oesophageal ganglion of Nephtys. Zool. Jb. Phys. - Band : 68, Heft : 3, S. 395-424.
- 47 CLARK R.B., 1966 - The integrative action of a worm's brain. Symp. Soc. exp. Biol., 20, 345-379.
- 48 CLARK 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 CLARK R.B. and CLARK 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.
- 8 DAHL E., FAJCK 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-butérique 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'épitoque 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'épitoque 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'épitoque 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, 2032-2034.
- 95 DURCHON M., 1965 - Sur l'évolution phylogénétique et ontogénétique de l'épitoque 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., 9, 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 Arthropoda 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 FAJCK 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 FAJCK 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 FAJCK B. and ÖWMAN 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 FOLLENIUS 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 Amphino-
midæ und Euphrosynidae. 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 Cerebralorgan 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 Schwärmrhythmus 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 Schwärmperiodizität. 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 HERLANT-MEEWIS H., 1955 - Neurosécrétion chez les Oligochètes. Acad. Roy. de Belgique, Bull. Cl. des Sc., 41, 500-508.
- 166 HERLANT-MEEWIS H., 1956 a - Croissance et neurosécrétion chez Eisenia foetida Sav. Ann. Sc. nat. Zool., 11e s., 18, 185-198.
- 167 HERLANT-MEEWIS H., 1956 b - Phénomènes neurosécrétoires et ponte chez Eisenia foetida. C.R. Acad. Sc., 243, 823-825.
- 168 HERLANT-MEEWIS H., 1957 - Reproduction et neurosécrétion chez Eisenia foetida Sav. Ann. Soc. Roy. Zool. de Belgique, 87, 151-183.
- 169 HERLANT-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 HERLANT-MEEWIS H., 1959 b - Phénomènes neurosécrétoires et sexualité chez Eisenia foetida. C.R. Acad. Sc., 248, 1405-1407.
- 171 HERLANT-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 HERLANT-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).
"Histophysiologie 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 Mill. 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 Eurythoe 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 Linnaeus. 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., SALANKI 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.

