

50376
1973
27-1

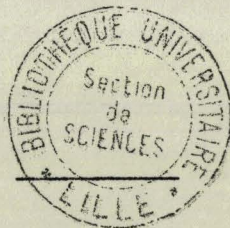
50376
1973
27-1

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE
LABORATOIRE DE BIOLOGIE ANIMALE

THESE DE TROISIEME CYCLE
(Biologie Cellulaire)

Martine BOCQUET

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA STRUCTURE FINE DE
L'ORGANE PHOTORECEPTEUR DES SYLLIDAE (ANNELIDES POLYCHETES)



Présentée le 20 février 1973
devant la Commission d'examen

Jury d'examen

M. DURCHON
Mme DHAINAUT
M. VIVIER
M. BASSOT

Président
Rapporteur
Examineur
Membre invité

Avant d'entreprendre l'exposé des résultats obtenus sur les photorécepteurs des Syllidiens, je tiens à remercier particulièrement :

Monsieur le Professeur DURCHON qui eut l'obligeance de m'accepter dans son laboratoire et m'a permis de réaliser ce travail. Je lui suis également reconnaissante d'avoir bien voulu pratiquer les ablations proventriculaires afin d'obtenir expérimentalement des stolons.

Madame DHAINAUT, Docteur ès Sciences, facilita mes recherches aussi largement que possible, m'aida de ses précieux conseils et me témoigna sans cesse sa bienveillance ce qui me permit de mener ce travail à bonne fin.

Monsieur le Professeur VIVIER, ainsi que Monsieur BASSOT, Maître de Recherche au C.N.R.S. ont bien voulu accepter de participer à mon Jury de Thèse.

Monsieur le Professeur EAKIN, par l'envoi de tirés à part, m'a facilité les recherches bibliographiques.

Monsieur SAUSSEY, Maître de Conférences, m'a fourni le matériel nécessaire pour ces recherches.

Le personnel technique a contribué plus ou moins directement à la réalisation de ce travail.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	p. 1
HISTORIQUE	p. 2
MATERIEL ET TECHNIQUES	p. 5
I - MATERIEL	p. 5
II - TECHNIQUES	p. 5
A - Microscopie optique	p. 5
B - Microscopie électronique	p. 6
RESULTATS	p. 7
CHAPITRE I - ETUDE DE L'OEIL DE SOUCHE : LOCALISATION ET STRUCTURE	
I - ETUDE EN MICROSCOPIE OPTIQUE	p. 7
A - Localisation	p. 7
B - Structure	p. 7
II - ETUDE EN MICROSCOPIE ELECTRONIQUE	p. 8
A - Localisation	p. 8
1 - Relation avec l'épiderme	p. 8
2 - Relation avec le système nerveux central	p. 8
B - Description générale	p. 9
C - Structure fine des divers types cellulaires	p. 9
1 - Les cellules pigmentaires	p. 9
2 - Les cellules sensorielles	p. 10
D - Cavité oculaire	p. 11
E - La cuticule	p. 11
III - DISCUSSION	p. 11
A - Constitution de l'oeil de la souche	p. 11
B - Cellule pigmentaire et lentille	p. 12
C - Cellule photoréceptrice	p. 13
1 - Corps cellulaire	p. 13
2 - Formation ciliaire	p. 13
3 - Structures d'allure myélinique	p. 13

CHAPITRE II - ETUDE DE L'OEIL DU STOLON PARVENU A MATURITE SEXUELLE
(STADE 7). COMPARAISON AVEC L'OEIL DE SOUCHE

I - OBTENTION DES STOLONS ET DEFINITION DES DIVERS STADES DE LA STOLONISATION	p. 15
A - Obtention des stolons	p. 15
B - Définition des divers stades de la stolonisation . .	p. 15
II - ETUDE DE L'OEIL AU STADE 7	p. 16
A - Microscopie optique - Localisation et structure . . .	p. 16
1 - Localisation	p. 16
2 - Structure	p. 16
B - Microscopie électronique	p. 17
1 - Description générale	p. 17
2 - Etude des divers types cellulaires	p. 17
a) Les cellules pigmentaires	p. 17
b) Les cellules sensorielles	p. 18
3 - Cavité oculaire	p. 18
4 - La cuticule	p. 19
III - DISCUSSION : COMPARAISON DE L'OEIL DE SOUCHE ET DE STOLON	p. 20
A - Structure	p. 20
B - Taille	p. 20
C - Formation "paracristalline"	p. 20

CHAPITRE III - DEVELOPPEMENT DE L'OEIL DE STOLON

I - ETUDE EN MICROSCOPIE OPTIQUE	p. 23
A - Structure de l'oeil de stolon aux différents stades du développement	p. 23
1 - Stade 3	p. 23
2 - Stade 4	p. 23
3 - Stade 5	p. 23
4 - Stade 6	p. 24
B - Phénomènes de polycéphalie	p. 24
C - Phénomènes de régénération	p. 25

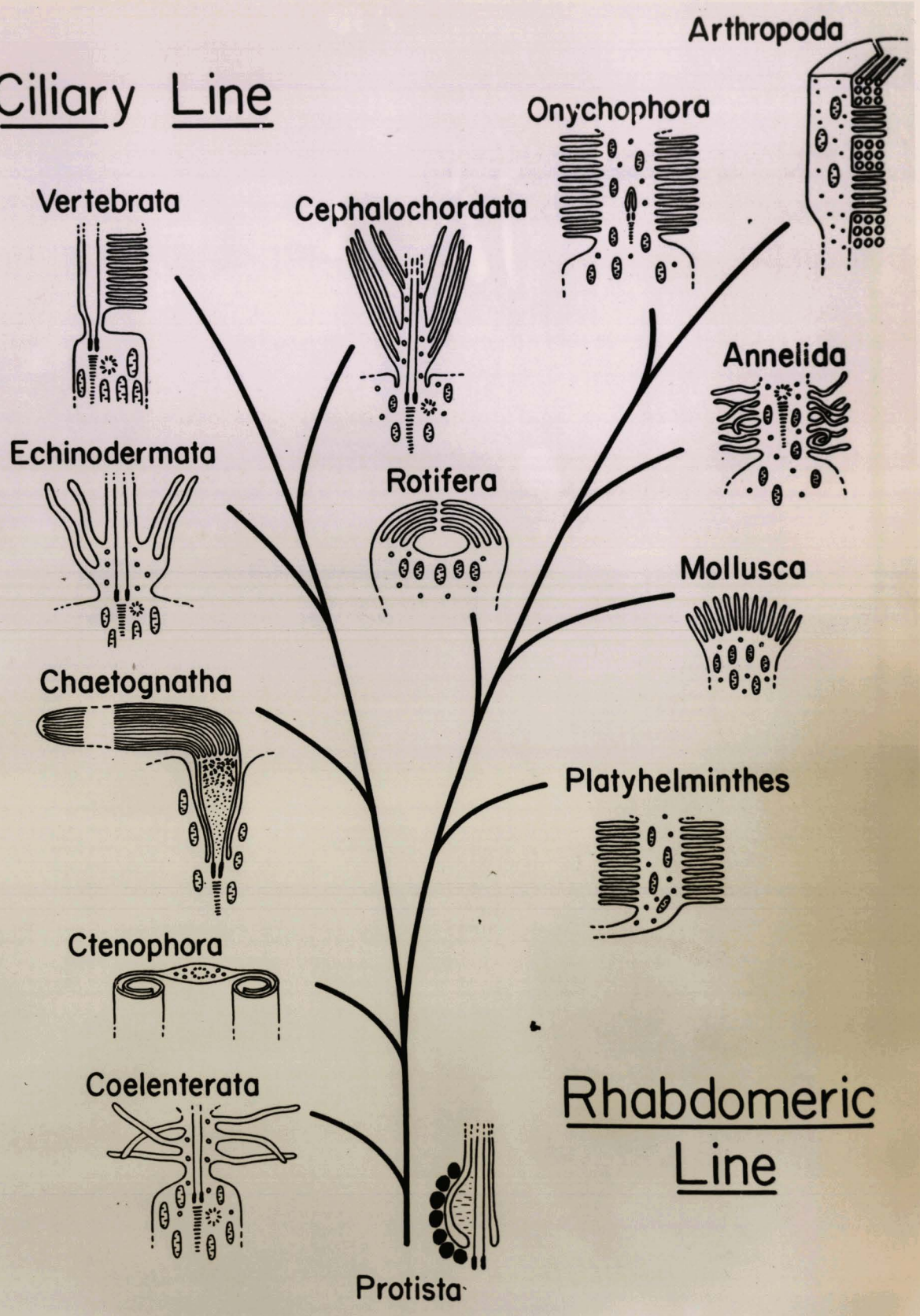
II - ETUDE EN MICROSCOPIE ELECTRONIQUE	p. 25
A - Etude de l'oeil au stade 3	p. 26
1 - Aspect général	p. 26
2 - Description des différentes parties de l'oeil en début de stade 3	p. 26
a) Types cellulaires	p. 26
b) Cavité sous-cuticulaire	p. 27
c) Cuticule	p. 27
3 - Description des différentes parties de l'oeil au stade 3 proprement dit	p. 28
a) Types cellulaires	p. 28
α) Cellule pigmentaire	p. 28
β) Cellule sensorielle	p. 29
b) Cavité sous-cuticulaire	p. 29
c) Cuticule	p. 29
4 - Résumé	p. 29
B - Etude de l'oeil au stade 4	p. 29
1 - Aspect général	p. 29
2 - Types cellulaires	p. 30
a) Cellule pigmentaire	p. 30
b) Cellule sensorielle	p. 30
3 - Cavité sous-cuticulaire	p. 31
4 - Cuticule	p. 31
C - Etude de l'oeil au stade 5	p. 31
1 - Aspect général	p. 31
2 - Types cellulaires	p. 31
a) Cellule pigmentaire	p. 31
b) Cellule sensorielle	p. 31
3 - Cavité sous-cuticulaire	p. 32
4 - Cuticule	p. 32
D - Etude de l'oeil au stade 6	p. 32
1 - Aspect général	p. 32
2 - Types cellulaires	p. 32
a) Cellule pigmentaire	p. 32
b) Cellule sensorielle	p. 33
3 - Cavité oculaire	p. 33
E - Etude de l'oeil au stade 7	p. 34

III - DISCUSSION	p. 34
A - Développement de la lentille.	
Présence de microtubules	p. 34
B - Formation des granules pigmentaires	p. 35
CHAPITRE IV - ETUDE DE L'OEIL D'INDIVIDUS MAINTENUS A L'OBSCURITE	
I - ETUDE EN MICROSCOPIE OPTIQUE	p. 37
II - ETUDE EN MICROSCOPIE ELECTRONIQUE	p. 37
A - Description générale	p. 37
B - Etude ultrastructurale des divers éléments de l'oeil et de la cuticule	p. 37
1 - La cellule pigmentaire	p. 37
2 - La cellule sensorielle	p. 38
3 - La cavité oculaire	p. 38
4 - La cuticule	p. 39
C - Les cellules à "grains" situées à la périphérie de l'oeil	p. 39
III - DISCUSSION	p. 39
DISCUSSION GENERALE	p. 42
CONCLUSION GENERALE	p. 51

INTRODUCTION

Il est bien connu que l'organe visuel des Métazoaires est généralement formé par la juxtaposition de cellules sensorielles (photoréceptrices) et de cellules de soutien (pigmentaires). Les cellules pigmentaires renferment de nombreux granules pigmentaires et peuvent intervenir dans la formation de la lentille. Les cellules sensorielles sont bipolaires ; l'extrémité basale du corps cellulaire se prolonge par un axone tandis que l'extrémité apicale peut posséder un cil bien développé ou de nombreuses microvillosités. Nous rappellerons, pour mémoire, les résultats de travaux désormais classiques (EAKIN, 1963, 1965a, 1968, 1972) relatifs à ces différenciations cellulaires et à leur valeur phylogénétique. La distinction entre les deux lignées, ciliaire et rhabdomérique, est basée sur des critères embryologiques. Le photorécepteur de type ciliaire se développe à partir d'une évagination ciliaire de la cellule photoréceptrice ; celui de type rhabdomérique se forme, par contre, directement à partir de la membrane cellulaire. Selon l'hypothèse d'EAKIN, la lignée ciliaire est représentée par les Coelentérés, Cténophores, Chaetognathes, Echinodermes, Céphalocordés, Vertébrés, tandis que la lignée rhabdomérique correspond aux Plathelminthes, Rotifères, Mollusques, Annélides, Onychophores, Arthropodes (Fig. 1). La distinction n'a toutefois pas de caractère absolu. Une structure ciliaire peut en effet être observée parmi les microvillosités. C'est ainsi que chez les Annélides Polychètes, en particulier, une gradation dans le développement du cil a été décrite. Ce problème particulier sera envisagé dans l'historique.

Ciliary Line



HISTORIQUE

La structure de l'organe photorécepteur des Annélides a fait l'objet de nombreuses études depuis les travaux en microscopie optique de HESSE (1899) et d'ANDREWS (1891) chez les Annélides Polychètes, de QUATREFAGES (1850) et MEYER (1882) chez les Opheliidae, de GREEF (1875) chez les Alciopidae, de MALAQUIN (1893) chez les Syllidae, et de PFLUGFELDER (1932) chez les Nereidae. Certains auteurs ont également abordé l'examen au microscope électronique de quelques représentants des différentes classes : les Achètes (HANSEN, 1962) et plus particulièrement Helobdella stagnalis (CLARK, 1967), Hirudo medicinalis (RÖHLICH et TÖRÖK, 1964 ; YANASE, FUGIMOTO et NISHIMURA, 1964), Piscicola geometra (JUNG, 1963), les Oligochètes avec Lumbricus terrestris (RÖHLICH et al., 1970) et les Polychètes. Pour cette dernière classe, les travaux portent aussi bien sur les yeux prostomiaux des Nereidae (Nereis vexillosa (EAKIN, 1963), Platynereis dumerilii (FISCHER et BRÖKELMANN, 1966), Nereis virens (DORSETT et HYDE, 1968)), des Syllidae (Syllis amica (BOCQUET, 1971 ; BOCQUET et DHAINAUT-COURTOIS, 1972 ; DHAINAUT-COURTOIS et BOCQUET, 1972)) et des Opheliidae (Armandia brevis (HERMANS et CLONEY, 1966)) que sur les ocelles tentaculaires des Sabellidae (Branchiomma vesiculosum (KRASNE et LAWRENCE, 1966), Dasychone bombyx et Potamilla reniformis (KERNEIS, 1966, 1968b, 1971)), ou segmentaires des Opheliidae : Armandia brevis (HERMANS, 1969) et des Sabellidae : Dasychone (KERNEIS, 1968a). Il semble important de mentionner que des cellules photoréceptrices ont pu être mises en évidence dans le ganglion cérébral des Nereidae (DHAINAUT-COURTOIS, 1965, 1968, 1970) et des Glyceridae (MANARANCHE, 1968, 1971). Comme nous l'avons mentionné précédemment, une gradation dans le développement du cil peut être observée chez les Annélides Polychètes. Les photorécepteurs passent insensiblement du type rhabdomérique au type ciliaire. Dans ce dernier cas, ils constituent des exceptions à la théorie d'EAKIN. De plus, il est à remarquer que les deux types, ciliaire et rhabdomérique, peuvent exister chez le même animal. Cependant, les ocelles prostomiaux semblent appartenir souvent au type rhabdomérique tandis que le type ciliaire se rencontre plutôt dans les ocelles tentaculaires ou dans les formations présumées photoréceptrices, localisées à l'intérieur du ganglion cérébral de certains polychètes.

Si la structure de l'oeil des Annélides a été largement étudiée, le développement de cet organe semble, par contre, avoir peu retenu l'attention des auteurs. Il est possible de signaler à nouveau les travaux de microscopie optique réalisés par MALAQUIN (1893) et relatifs à la formation des yeux chez l'embryon et le stolon des espèces schizogames Myrianida, Autolytus edwardsi et Syllis hyalina, en particulier. En ce qui concerne les observations recueillies en microscopie électronique, il convient de citer les études d'EAKIN et WESTFALL (1964) entreprises sur la larve trochophore et les jeunes stades de Nereis (Neanthes) succinea et de Nereis limnicola, ainsi que celles de FISCHER et BRÖKELMANN (1966) réalisées sur la larve trochophore de Platynereis dumerilii et sur l'adulte atoque et épitoque.

A notre connaissance, peu de travaux expérimentaux ont, jusqu'à présent, été réalisés sur les organes photorécepteurs des Annélides. Les études sur les modifications éventuelles qu'entraîne le maintien à l'obscurité ont été effectuées dans diverses directions. Certains auteurs recherchent les variations physiologiques de l'oeil durant l'adaptation à la lumière ou à l'obscurité (BURIT et CATTON, 1964) ; d'autres étudient la migration des granules pigmentaires (POST et GOLDSMITH, 1965), d'autres encore s'intéressent à la différenciation des photorécepteurs en l'absence de lumière (EAKIN, 1965b ; RÖHLICH et al., 1966). Certains travaux enfin, portent sur les modifications ultrastructurales. Les résultats des études entreprises dans cette dernière direction qui est aussi celle que nous aborderons par la suite chez Syllis, paraissent assez contradictoires : certains auteurs notent une différence dans la structure fine des photorécepteurs (EGUCHI et WATERMAN, 1966 ; WHITE, 1967 ; BÄHR, 1972) tandis que d'autres n'observent aucune modification par rapport au témoin, lorsque l'animal est maintenu à l'obscurité (EAKIN, 1965b ; KABUTA, TOMINAGA et KUWABARA, 1968). Chez les Annélides, la seule étude réalisée dans ce domaine est celle de FISCHER (1963, 1964) et de FISCHER et BRÖKELMANN (1965, 1966) chez Platynereis dumerilii. Ces auteurs notent une adaptation de l'ouverture pupillaire de l'oeil ainsi que certaines modifications ultrastructurales de la cellule photoréceptrice corrélatives des changements d'intensité lumineuse.

Pour les raisons évoquées ci-dessus, il nous a paru intéressant de poursuivre en microscopie électronique les travaux entrepris antérieurement par MALAQUIN (1893) relatifs à la morphologie des organes photorécepteurs, localisés sur la souche et sur le stolon parvenu à maturité sexuelle. Ces observations

devraient permettre de savoir si les structures issues du développement larvaire (souche) ou de la néoformation d'une tête au moment de la reproduction (stolon) sont comparables.

Une partie de notre travail sera également consacrée à l'examen de l'oeil d'individus maintenus à l'obscurité pendant une période déterminée.

Avant d'entreprendre l'exposé de nos résultats, nous ferons une description rapide du matériel et des techniques que nous avons utilisés.

MATERIEL ET TECHNIQUES

I - MATERIEL

Le matériel est représenté par une espèce d'Annélide Polychète appartenant à la famille des Syllidae : Syllis amica Quatrefages. Rappelons que, chez les Syllidiens, la reproduction peut s'effectuer **soit directement** (épitoque), soit par scissiparité et bourgeonnement (stolonisation ou schizogamie). Dans ce dernier cas, les segments postérieurs de l'individu donnent naissance à un stolon qui renferme les produits génitaux. A maturité sexuelle, ce dernier se détache et permet la dispersion des gamètes. Différentes modalités peuvent se distinguer selon que le stolon individualise ou non une tête et que les segments de la souche régénèrent plus ou moins vite. Chez Syllis amica, la stolonisation est de type paratonique, c'est-à-dire que le stolon différencie une tête avant son détachement ; les segments postérieurs de la souche ne sont régénérés qu'après détachement du stolon. Notre étude a porté sur les yeux de la souche et sur ceux du stolon.

II - TECHNIQUES

A - Microscopie optique

La partie antérieure de la souche ou du stolon, prélevée sous la loupe binoculaire, est fixée par le liquide de Bouin-Hollande dépourvu d'acide acétique. Les pièces sont ensuite déshydratées, incluses dans la paraffine et coupées à une épaisseur de 5 μ . Les coupes sont colorées par l'hématoxyline de Groat et le picroindigocarmin.

La même technique a été employée sur des animaux maintenus à l'obscurité durant cinq jours ; dans ce cas, le prélèvement des pièces et la fixation ont été effectués en l'absence de lumière. Une telle méthode permet d'observer la migration du pigment.

La technique de MAILLET (1968), plus spécifique du tissu nerveux, a également été réalisée. Les pièces sont fixées et colorées par le mélange (acide osmique à 2 % dans le tampon Michaelis, iodure de zinc), durant une période qui n'excède pas 20 heures, à la température du laboratoire et à l'obscurité. Une rapide ~~déshydratation~~ déshydratation (éthanol \rightarrow alcool butylique) fait suite à un lavage d'une heure par l'eau distillée. Les pièces sont ensuite incluses et

coupées à une épaisseur de 8μ . Le déparaffinage au xylène est suivi immédiatement du montage, la coloration de fond ne s'imposant pas.

La technique de fluorescence a été réalisée sur des animaux maintenus quelques jours à l'obscurité. La partie antérieure de l'animal est surgelée quelques secondes dans un mélange maintenu à la température de l'azote liquide de propane et de propylène dans les proportions 9/1, plongé dans l'azote liquide puis lyophilisée pendant 20 heures à une température de -20°C . La pièce est ensuite remise à la température ambiante et soumise aux vapeurs de formaldéhyde à 80°C durant 1 à 3 heures. L'inclusion a lieu sous vide dans de la paraffine préalablement dégazée. Les coupes sont montées dans l'Entellan (Merck) et l'examen a lieu au microscope Leitz équipé pour l'étude en fluorescence. Le protocole général de la technique a été réalisé d'après celui qui fut décrit par FALCK et al. (1962).

B - Microscopie électronique

La tête est fixée au glutaraldéhyde à 3 % en tampon phosphate de Sørensen (0,2 M) avec addition d'eau salée à 25 grammes de NaCl pour 1000. Cette fixation dure deux heures à 4°C . Les pièces, rincées avec un liquide de lavage (tampon phosphate : 1 volume, sucrose : 3 volumes) pendant une nuit à 4°C , sont ensuite soumises à une postfixation (solution à 1 % de tétroxyde d'osmium dans le tampon 0,2 M) durant 1 heure à la température du laboratoire. La déshydratation par l'acétone est suivie de l'inclusion dans l'araldite. Les coupes réalisées à l'ultramicrotome PORTER-BLUM MT 1 sont contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb préparé selon REYNOLDS (1963) et observées au microscope SIEMENS ELMISKOP 1.

RESULTATS

Certains résultats relatifs aux yeux de souche et de stolon parvenu à maturité sexuelle ont déjà fait l'objet de communications antérieures (BOCQUET, 1971 ; BOCQUET et DHAINAUT-COURTOIS, 1972 ; DHAINAUT-COURTOIS et BOCQUET, 1972). Pour permettre une meilleure compréhension, nous préférons néanmoins reprendre l'ensemble des descriptions en y ajoutant les données obtenues récemment.

CHAPITRE I - ETUDE DE L'OEIL DE SOUCHE : LOCALISATION ET STRUCTURE

Nous envisagerons successivement les résultats obtenus en microscopie optique et électronique.

I - ETUDE EN MICROSCOPIE OPTIQUE

A - Localisation

Les deux paires d'yeux se situent sur la face dorsale du prostomium, de part et d'autre du cerveau. La position de la paire antérieure est plus latérale que celle de la paire postérieure, très dorsale (Pl. I, fig. a) ; cependant, l'oeil n'est jamais situé au voisinage immédiat de la cuticule.

B - Structure

L'oeil comprend trois parties distinctes (Pl. I, fig. a).

La couche profonde, assez peu visible, est constituée par les corps cellulaires des cellules rétiniennes.

La couche pigmentaire est facilement repérable grâce au regroupement de nombreux granules pigmentaires. Certains d'entre eux s'observent toutefois isolément dans la couche rétinienne.

La troisième partie, la cavité oculaire, se situe entre la couche pigmentaire et l'épiderme. Elle semble dépourvue de noyau et formée de fibres disposées plus ou moins en réseau.

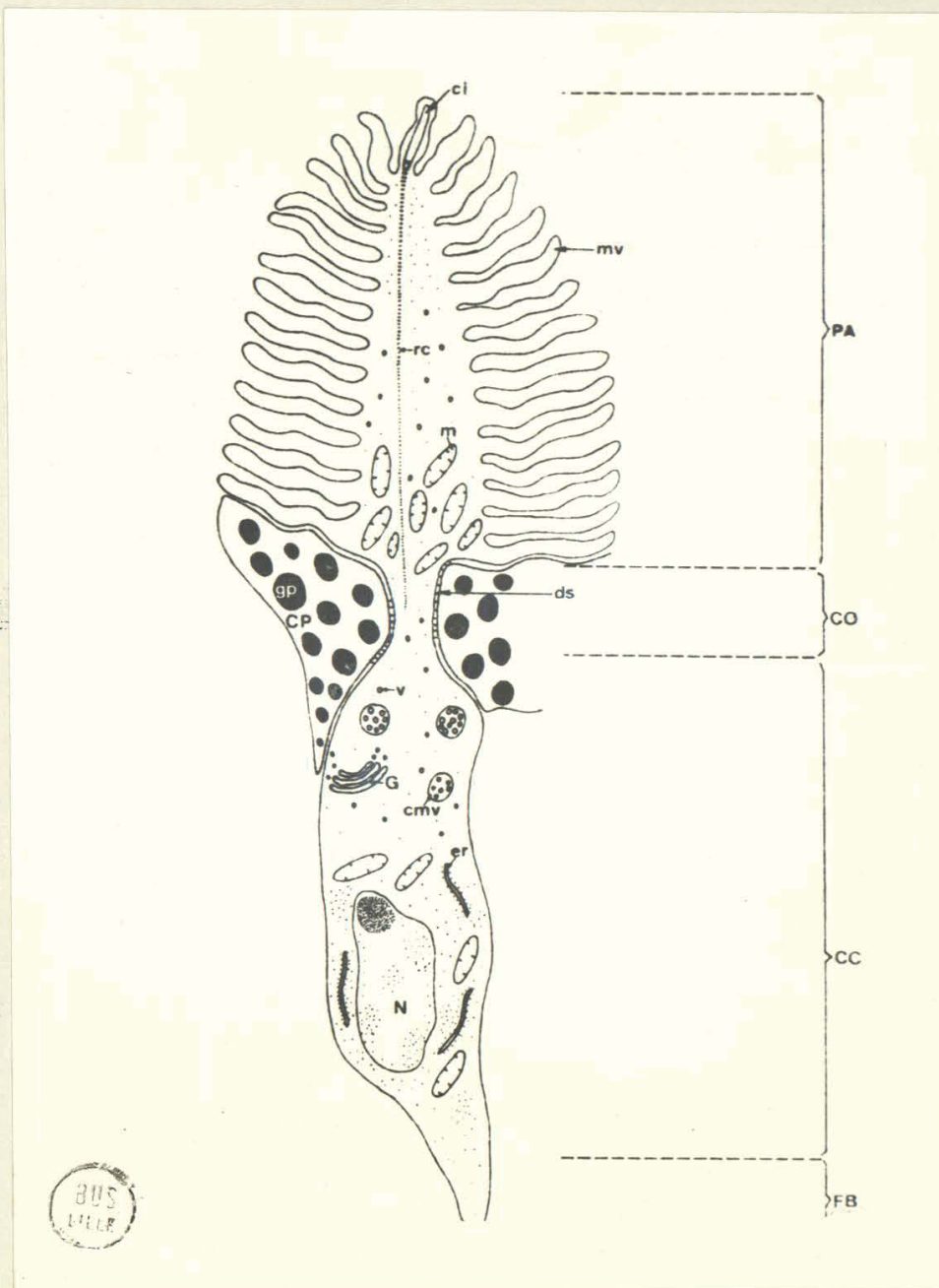


Fig. 2 - Représentation schématique d'une cellule sensorielle ; les cellules pigmentaires ne sont pas situées dans le même plan. Remarquer les 3 parties essentielles : la fibre basale dont l'aspect est encore imparfaitement connu, le corps cellulaire avec col au niveau de la couronne pigmentaire, et le prolongement apical situé dans la cavité oculaire.

CC : corps cellulaire ; ci : cil rudimentaire ; CO : col de la cellule sensorielle ; cmv : corps multivésiculaire ; CP : cellule pigmentaire ; ds : desmosome septé ; er : ergastoplasme ; FB : fibre basale ; G : appareil de Golgi ; gp : granule pigmentaire ; m : mitochondrie ; mv : microvillosité ; N : noyau ; PA : prolongement apical ; rc : racine ciliaire ; v : vésicule.

II - ETUDE EN MICROSCOPIE ELECTRONIQUE

A - Localisation

1 - Relation avec l'épiderme

Comme il le fut déjà signalé en microscopie optique, l'oeil se situe assez profondément sous les cellules épidermiques (Pl. III). Il est, de plus, assez fréquent de trouver quelques cellules s'intercalant entre la couche épidermique et la cavité oculaire (Pl. III, Pl. IV, et Pl. X, fig. a). Elles se localisent à la limite de la cavité oculaire, à l'endroit où la ceinture pigmentaire est interrompue, parmi les nombreux filaments qui se dirigent vers la cuticule. Aucun granule pigmentaire ne s'observe parmi les inclusions cytoplasmiques, aucune relation ne semble s'établir avec la couche pigmentaire contiguë. Il est difficile de décider si ces cellules appartiennent à la même catégorie que les cellules pigmentaires. Si la morphologie de leurs noyaux ainsi que la présence des nombreuses vésicules possédant fréquemment une double paroi peuvent plaider en faveur de leur appartenance au type pigmentaire, il convient toutefois de remarquer que les noyaux de ces cellules et des cellules épidermiques ont une morphologie sensiblement identique. Il faut également ajouter que certaines cellules émettent de petits prolongements vers la cavité oculaire.

2 - Relation avec le système nerveux central

Sur presque toute la périphérie de l'oeil, immédiatement après les corps cellulaires des cellules rétiniennes, et parfois parmi les prolongements basaux de ces dernières, se rencontrent des cellules caractérisées par la présence de nombreuses vésicules à contenu dense aux électrons (Pl. III, Pl. IV, Pl. V et Pl. VI, fig. a). La taille et l'aspect de ces "grains" sont assez variables d'une cellule à l'autre mais constants pour une même cellule. Certaines d'entre elles, bien que situées très près des corps cellulaires des cellules rétiniennes semblent entrer en contact avec le cerveau (Pl. V). Des sections du nerf optique se rencontrent souvent entre le cerveau et la couche rétinienne (Pl. IV et V) mais les relations entre ce nerf, les cellules rétiniennes et les cellules à vésicules denses n'ont pas été observées.

B - Description générale

Les couches précédemment décrites en microscopie optique ont été retrouvées en microscopie électronique (Pl. III, Pl. IV et Pl. V). La couche rétinienne, profonde et périphérique, renferme les corps cellulaires des cellules pigmentaires et photoréceptrices. La couche pigmentaire, en forme de couronne ou de cupule, délimite la cavité oculaire. Cette dernière ne possède aucun noyau mais renferme de nombreuses microvillosités plus ou moins enchevêtrées ainsi que les prolongements apicaux des cellules pigmentaires.

C Structure fine des divers types cellulaires

1 - Les cellules pigmentaires

Elles sont bipolaires. Du corps cellulaire émanent deux prolongements ; l'un, apical, s'étend dans la cavité oculaire et l'autre, basal, se dirige vers la région nerveuse sous-jacente. Les cellules pigmentaires se caractérisent par la présence de nombreux granules pigmentaires. Généralement absents de la cavité oculaire, ces granules se concentrent dans la partie apicale du corps cellulaire et donnent ainsi naissance à la couche pigmentaire. Certains se rencontrent isolément dans la région nucléaire tandis que d'autres s'échelonnent dans le prolongement basal. Leur dimension est d'environ 0,5 μ . Parmi eux, il est fréquent d'observer des amas de particules de glycogène (Pl. VIII, fig. a). Le cytoplasme renferme en outre des mitochondries, un appareil de Golgi et des vésicules. Celles-ci se situent de préférence dans la région où s'élèvent des prolongements apicaux (Pl. VII, fig. c). Il n'est pas rare de rencontrer le noyau à la périphérie de la couche pigmentaire (Pl. VI, fig. a). Ce dernier, plus ou moins lobé, possède d'importants amas de chromatine situés surtout près de l'enveloppe nucléaire. De la région distale du corps cellulaire, caractérisée par l'accumulation des granules pigmentaires, émane le prolongement apical (Pl. VII, fig. b et c). Ce dernier s'élève de la partie centrale tandis qu'à la périphérie peuvent prendre naissance quelques petites microvillosités (Pl. VII, fig. b). Dans la cavité oculaire, le prolongement apical émet latéralement de petites microvillosités tandis qu'il se dichotomise dans sa partie distale (Pl. VII, fig. c). Il renferme des microtubules orientés longitudinalement (Pl. VII, fig. a), quelques amas de glycogène et de petites vésicules au contenu plus ou moins dense aux électrons (Pl. VII, fig. c). Les microtubules se groupent parfois donnant ainsi naissance à des figures qui rappellent des fibrilles.

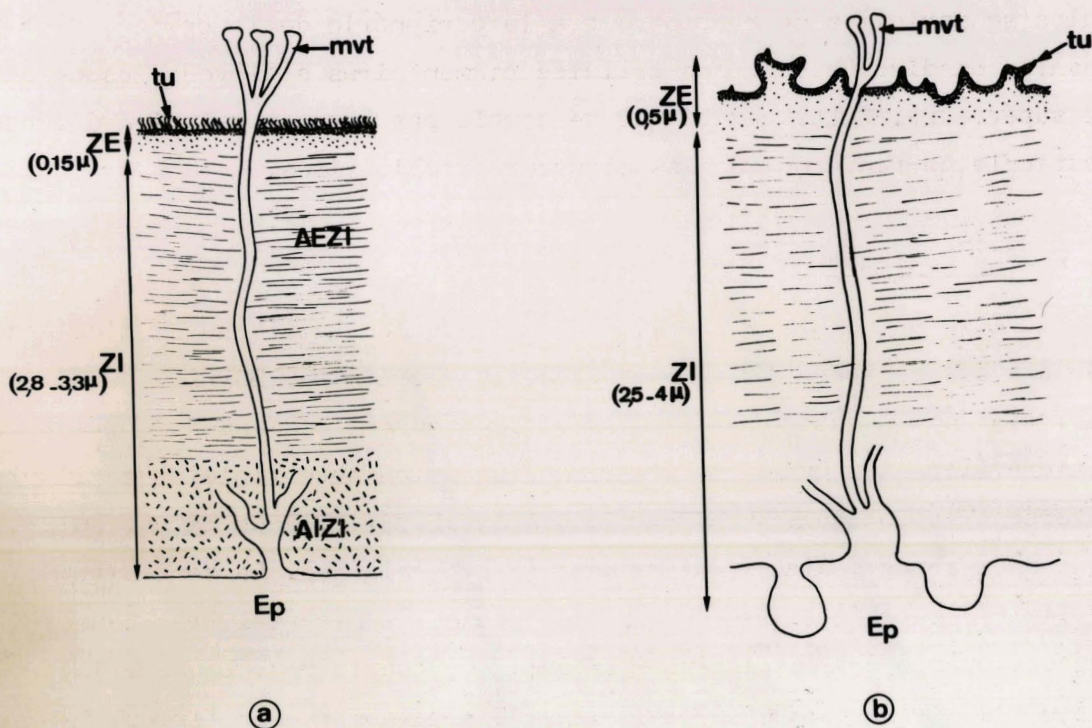


Fig. 3 - Cuticule de *Syllis amica*.

a - Cuticule recouvrant l'oeil de la souche. Elle est identique à la cuticule épidermique qui recouvre tout le corps de l'animal (d'après BOILLY, 1967).

b - Cuticule recouvrant l'oeil du stolon. Noter les modifications qui interviennent au niveau de la zone externe et de l'assise interne de la zone interne.

AEZI : assise externe de la zone interne ; AIZI : assise interne de la zone interne ; Ep : épiderme ; mvt : microvillosité de la cuticule ; tu : expansions filiformes ou tubulaires ; ZE : zone externe ; ZI : zone interne.

D - Cavité oculaire

Elle renferme les prolongements apicaux des cellules pigmentaires et des cellules sensorielles (Pl. III, Pl. IV, Pl. X, fig. a et Fig. 4). Ceux des cellules sensorielles se rencontrent à la périphérie de la cavité, dans la partie basale, tandis que ceux des cellules pigmentaires s'élèvent jusque dans la partie supérieure. Cette cavité qui ne semble pas être en relation directe avec la cuticule ne renferme que des structures cellulaires.

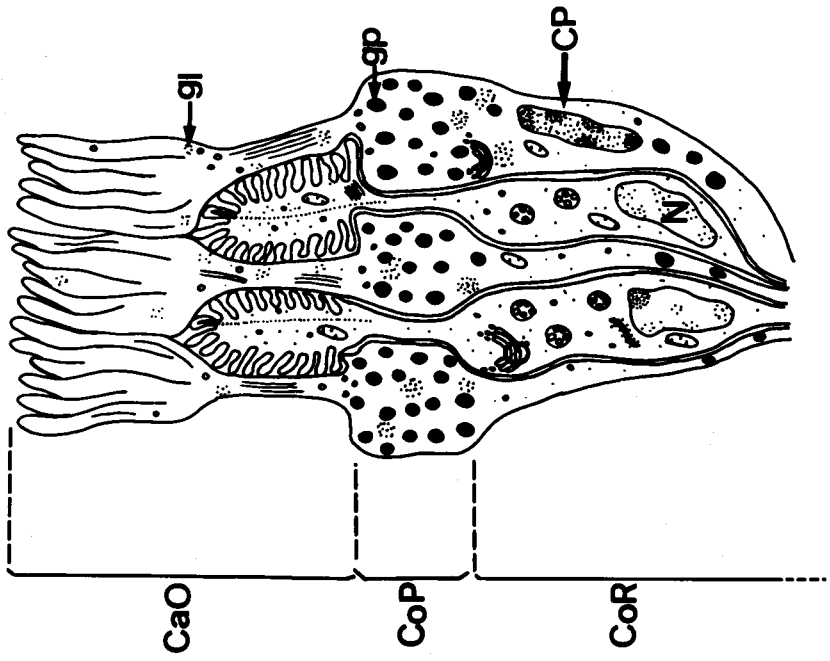
E - La cuticule

Elle ne semble subir aucune modification au niveau de l'oeil de souche. Nous avons retrouvé les divers éléments décrits par BOILLY (1967) lors de l'observation de la cuticule périphérique de la zone médiane du corps (Fig. 3a). Les microvillosités qui proviennent de la région superficielle de l'épiderme traversent la cuticule puis émergent à l'extérieur. Dans la cuticule se distinguent deux zones externe et interne (Pl. X, fig. b). La zone externe ($0,15 \mu$), limitée superficiellement par une couche de matériel très dense. Cette couche supporte des expansions filiformes ou tubulaires. La zone interne ($2,8$ à $3,3 \mu$) à matrice claire est parcourue par de nombreuses fibres. Tandis que ces dernières sont, dans l'assise externe, disposées suivant deux axes orthogonaux, dans l'assise interne, elles sont moins nombreuses et réparties plus irrégulièrement.

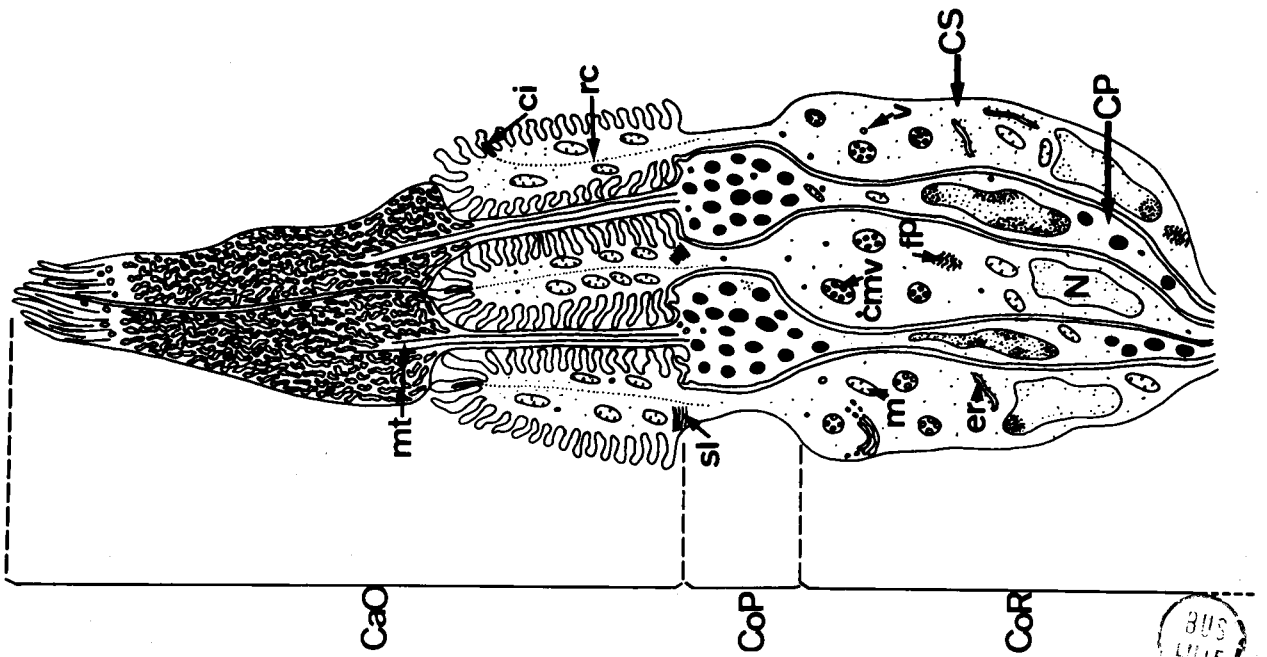
III - DISCUSSION

A - Constitution de l'oeil de la souche

Cette étude réalisée sur l'oeil de la souche de S. amica nous a permis de définir différentes structures. L'oeil de souche est constitué par la juxtaposition de cellules photoréceptrices et de cellules pigmentaires (Fig. 4). Ces dernières forment la couche pigmentaire puis se poursuivent par un prolongement apical ; celui-ci, d'abord logé parmi les microvillosités des cellules sensorielles, se dichotomise ensuite parmi les prolongements des cellules pigmentaires adjacentes. Les cellules photoréceptrices dont le corps cellulaire est situé à l'extérieur de la cupule pigmentaire traversent cette dernière et se terminent dans la cavité oculaire par un prolongement apical muni de nombreuses microvillosités. L'étude en microscopie électronique permet donc d'entrevoir les



S



ST

BUS
LILLE

relations qui existent entre les différentes parties de l'oeil. MALAQUIN (1893) avait décrit l'oeil comme étant "... formé de bâtonnets sécrétant par leur extrémité distale un corps réfringent, le cristallin. Les portions antérieures réfringentes de ces bâtonnets forment le corps vitré, les portions moyennes pigmentaires forment la couche rétinienne pigmentée et leurs bases effilées renfermant le noyau se mettent en relation avec les cellules nerveuses de la couche ganglionnaire de l'oeil." Si une telle description s'avère valable dans son ensemble, il faut remarquer que le "cristallin" n'est pas un produit de sécrétion. Il est formé par les prolongements apicaux des cellules pigmentaires qui se dichotomisent vers l'intérieur de la cavité oculaire. De plus, la couche rétinienne est constituée par la juxtaposition de deux types cellulaires distincts : les cellules sensorielles et les cellules pigmentaires. Quant au "corps vitré", il est peut-être possible de l'assimiler aux prolongements photorécepteurs des cellules sensorielles. Encore faut-il être prudent avant de faire une telle comparaison car certains auteurs ont identifié le "corps vitré" au "cristallin" (cf. in HERMANS et CLONEY, 1966 et Fig. 5).

B - Cellule pigmentaire et lentille

Chez les Invertébrés, la morphologie de la lentille est très variable. En effet, chez Pecten maximus, elle est formée par la coalescence de nombreuses cellules dont la forme varie suivant l'emplacement (BARBER, EVANS et LAND, 1967) ; elle peut également être constituée par des prolongements cellulaires qui émanent des cellules pigmentaires (Nereis vexillosa : EAKIN et WESTFALL, 1964) ou encore être le résultat d'une sécrétion comme chez Helix aspersa (EAKIN et BRANDENBURGER, 1967) ou chez Hermissenda crassicornis (EAKIN, WESTFALL et DENNIS, 1967).

Chez Syllis, la lentille est relativement comparable à celle des Polychètes Nereidae ; elle est formée par les prolongements apicaux des cellules pigmentaires. Il convient toutefois de noter quelques différences. Vers le centre de la cavité oculaire, les prolongements s'enchevêtrent parmi ceux des cellules adjacentes chez les Nereidae (Fig. 5) tandis que, chez Syllis, les prolongements sont abondamment dichotomisés (Fig. 4).

Chez Syllis, la lentille ne renferme pas de granules analogues à ceux qui ont été décrits par EAKIN (1964), FISCHER et BRÖKELMANN (1966) chez Nereis vexillosa et Platynereis dumerilii. Seuls, quelques microtubules pénètrent parfois dans les différentes digitations du prolongement.

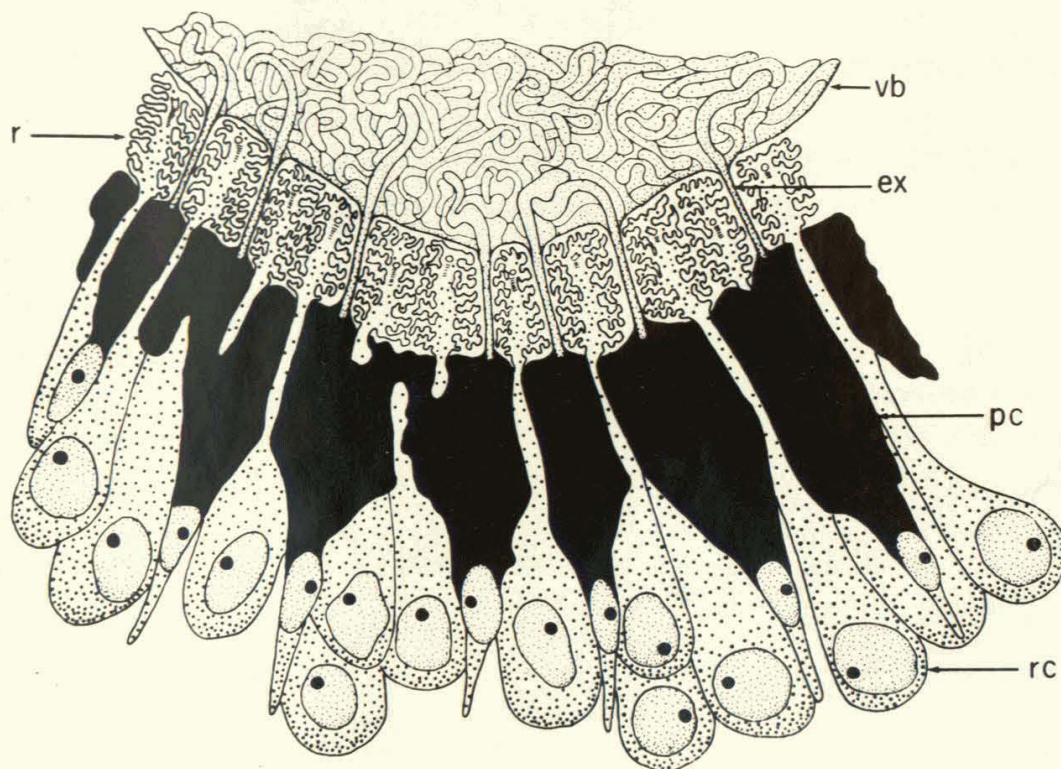


Fig. 5 - Schéma d'une partie de l'oeil prostomial d'une *Nereis* adulte (d'après HESSE (1899) modifié par EAKIN (1963)).

Remarquer les cellules pigmentaires (pc) ; les extensions (ex) de ces cellules qui s'enchevêtrent pour former le corps vitré (vb) (appelé lentille par EAKIN, 1963) ; les cellules photoréceptrices (rc) dont les extrémités distales passent entre les cellules pigmentaires et se terminent en segments photosensibles (r) remplissant les espaces entre la cupule pigmentaire et le corps vitré (le prolongement axonal des cellules photoréceptrices n'est pas représenté). (in HERMANS et CLONEY, 1966).

Il semble possible d'effectuer un rapprochement entre les groupes de microtubules ayant quelquefois l'aspect de filaments et logés dans la partie basale du prolongement et les filaments longs de 15μ (diamètre $0,1$ à $0,2\mu$) qui s'étendent dans la région correspondante chez Nereis virens (DORSETT et HYDE, 1968). FISCHER et BRÖKELMANN (1966) observent de même, chez Platynereis dumerilii, un long filament qui traverse la cellule pigmentaire et se poursuit dans le prolongement apical jusqu'au niveau de la lentille. Selon ces derniers auteurs, un tel filament pourrait avoir une propriété contractile que DORSETT et HYDE (1968) réfutent pour les filaments rencontrés chez Nereis virens. Chez Syllis, cette propriété n'est pas à rejeter systématiquement si l'on attribue aux microtubules la possibilité de se contracter ou tout au moins d'entrer en turgescence.

C - Cellule photoréceptrice

1 - Corps cellulaire

Chez Syllis, comme chez Nereis virens, la cellule photoréceptrice ne semble posséder aucun granule pigmentaire. Ceci n'est pourtant pas une règle générale. Chez les Annélides Polychètes Nereidae en particulier, les cellules photoréceptrices peuvent renfermer des granules pigmentaires. C'est ainsi que, chez Platynereis dumerilii, elles sont riches en pigment de teinte orangée et situé dans la partie apicale du corps cellulaire (FISCHER et BRÖKELMANN, 1966). Des observations similaires ont été réalisées chez Nereis vexillosa (EAKIN et WESTFALL (in EAKIN, 1972)).

2 - Formation ciliaire

La signification de la présence d'une formation ciliaire fera l'objet d'une étude détaillée dans la discussion générale de ce travail.

3 - Structures d'allure myélinique

Le prolongement apical de la cellule photoréceptrice de Syllis amica est garni latéralement d'un grand nombre de microvillosités plus ou moins enchevêtrées. Dans certains cas, celles-ci semblent s'enrouler pour donner naissance à des structures d'allure myélinique. De tels enroulements ont été décrits dans la rétine distale de Pecten maximus (BARBER, 1967), dans l'ocelle de Lithobius forficatus (BÄHR, 1971) et dans les yeux de Peripatus (EAKIN et WESTFALL, 1965) et de Nereis virens (DORSETT et HYDE, 1968). Pour ces derniers

auteurs, les figures observées rappellent les corps lamellaires des photorécepteurs des Cténophores. Il faut toutefois remarquer que les structures d'allure myélinique ne sont pas l'apanage exclusif des organes visuels et qu'elles ont été observées, par exemple, dans des régions sous-cuticulaires, banales dans le cas de Syllis amica (BOILLY, 1967), au niveau de l'organe nucal chez Nereis pelagica (DHAINAUT-COURTOIS, 1970). On peut dès lors se demander s'il ne s'agit pas d'un simple phénomène de dégénérescence ou bien encore, comme EAKIN et WESTFALL (1965) le pensent, d'un artefact de fixation. Il est intéressant en effet de noter que, dans tous les cas envisagés, le tétroxyde d'osmium intervient dans le procédé de fixation. Si l'on s'en réfère aux travaux de KABUTA, TOMINAGA et KUWABARA (1968), réalisés sur des Arthropodes maintenus à l'obscurité, la fixation par le tétroxyde d'osmium seul, entraîne des modifications dans l'agencement des microvillosités rhabdomériques. Ces dernières présentent des membranes spiralées et des vésicules. Ainsi, l'hypothèse des artefacts de fixation émise pour expliquer l'origine de telles formations ne doit en aucun cas être rejetée même si, comme l'ont également montré KABUTA et al. (1968), une double fixation : glutaraldéhyde-tétroxyde d'osmium n'entraîne théoriquement pas d'artefact..

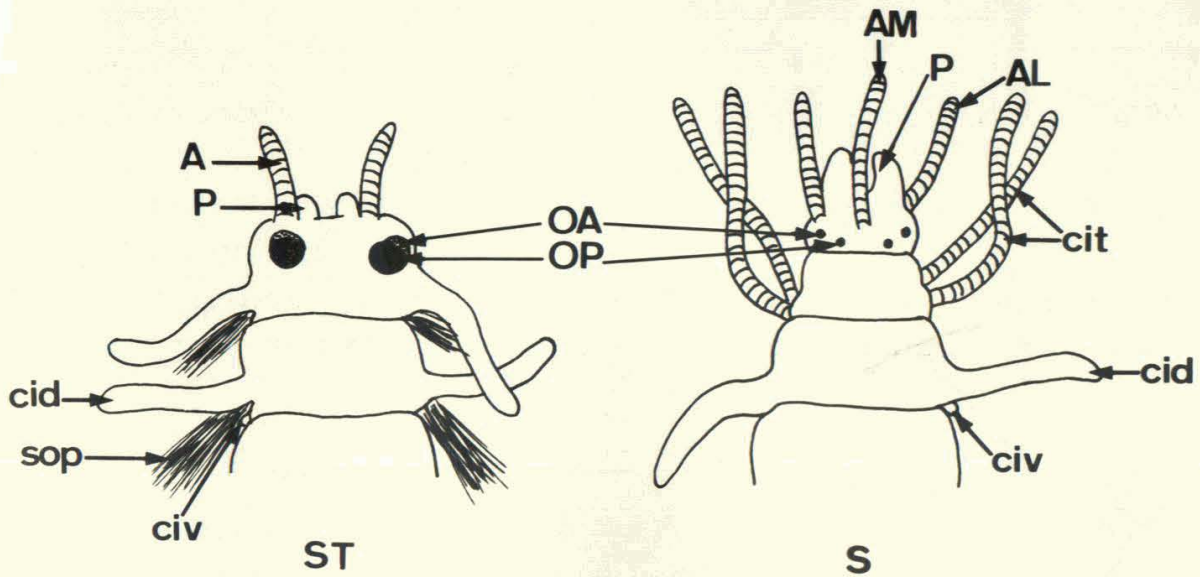


Fig. 6 - Représentation schématique d'une tête de souche (S) et d'une tête de stolon (ST). Noter l'augmentation du volume oculaire chez le stolon et l'absence d'antenne médiane.

A : antenne ; AL : antenne latérale ; AM : antenne médiane ; cid : cirre parapodial dorsal ; cit : cirre tentaculaire ; civ : cirre parapodial ventral ; OA : oeil antérieur ; OP : oeil postérieur ; P : palpe ; sop : soies natatoires.

CHAPITRE II - ETUDE DE L'OEIL DU STOLON PARVENU A MATURE SEXUELLE
(STADE 7). COMPARAISON AVEC L'OEIL DE SOUCHE

I - OBTENTION DES STOLONS ET DEFINITION DES DIVERS STADES DE LA STOLONISATION

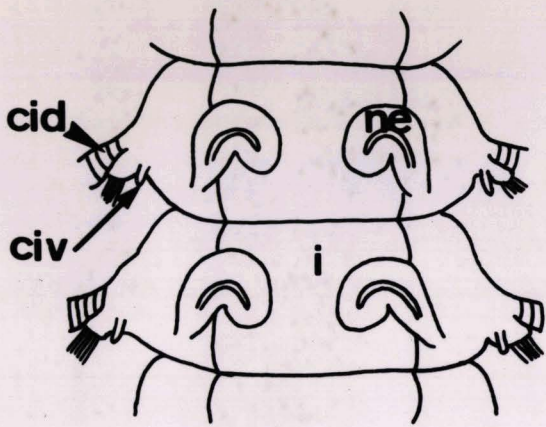
A - Obtention des stolons

La stolonisation naturelle a lieu en été mais en 1950, ABELOOS et DURCHON ont montré simultanément que la résection de la région pharyngienne de Syllis prolifera et de Syllis amica entraînait une maturation génitale et une stolonisation précoces. Ultérieurement, DURCHON (1959) a démontré que l'ablation élective du proventricule de Syllis amica est capable dans 100 % des cas d'induire une stolonisation permanente. Des ablations proventriculaires pratiquées sur des animaux en repos sexuel ou des sections en deux tronçons ont permis d'obtenir expérimentalement des stolons.

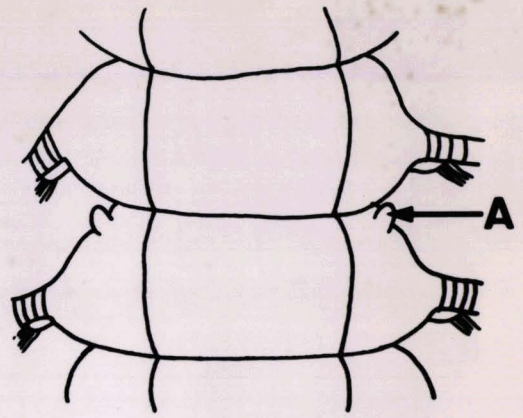
B - Définition des divers stades de la stolonisation

Corrélativement à la maturation des gamètes, le stolon différencie une tête. Celle-ci se distingue de la tête de la souche par l'absence d'antenne impaire et par une très rapide hypertrophie des organes oculaires (Fig. 6). Une étude chronologique du développement a été réalisée par WISSOCQ (1970) ; nous rappellerons ici les principaux stades (Fig. 7) :

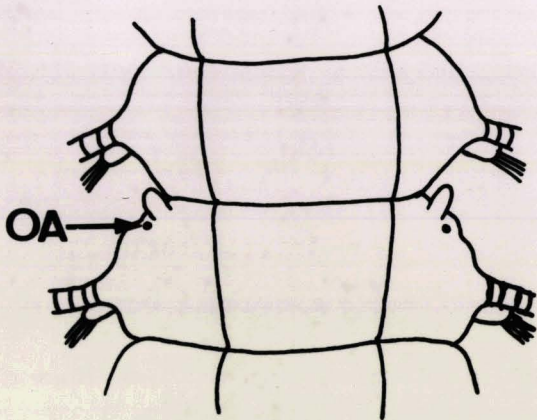
- st. 0 : (pour la stolonisation expérimentale uniquement). Période qui s'étend de la date de l'opération au stade 1.
- st. 1 : Hypertrophie des néphridies dans la partie la plus caudale du ver. Apparition des spermatoocytes chez les mâles et des ovocytes chez les femelles.
- st. 2 : Extension vers l'avant de l'hypertrophie des néphridies. Chez les mâles les spermatoocytes et spermatoïdes remplissent tout le coelome des métamères postérieurs ; chez les femelles, les ovocytes ont augmenté de taille.
- st. 3 : Sur la face antéro-dorsale du segment céphalique, apparaît un bourrelet tégumentaire. Néof ormation de 2 antennes.
- st. 4 : Formation des yeux (une paire antérieure et une paire postérieure). Allongement des antennes.



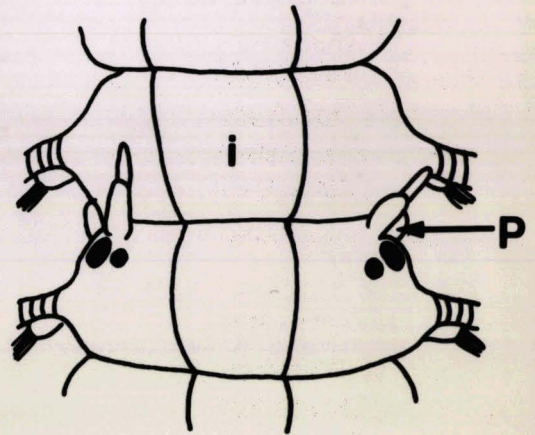
St 1.2



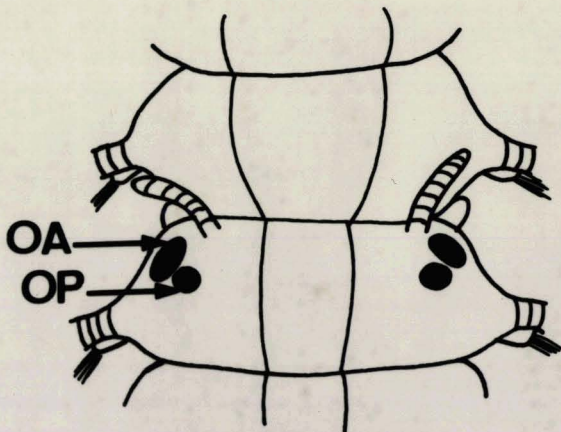
St 3



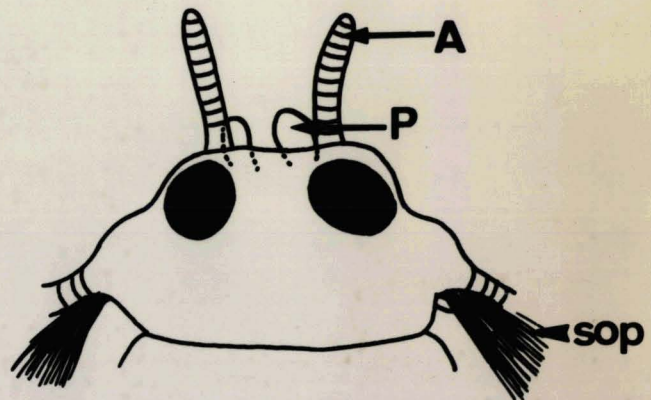
St 4



St 5



St 6



St 7

st. 5 : Apparition des palpes. Accroissement du diamètre oculaire.

st. 6 : Apparition des soies natatoires.

st. 7 : Le stolon se détache de la souche.

Pour l'étude du développement de l'oeil, nous reprendrons cette table chronologique à partir du stade 3 ; c'est-à-dire à partir du moment où l'on peut distinguer le segment céphalique des autres métamères.

II - ETUDE DE L'OEIL AU STADE 7

Une brève description de l'oeil observé en microscopie optique sera suivie par l'étude infrastructurale des divers types cellulaires entrant dans sa constitution.

A - Microscopie optique - Localisation et structure

1 - Localisation

Comme chez la souche, les yeux sont situés de part et d'autre du cerveau. Toutefois, l'accroissement du volume oculaire entraîne une disposition très dorsale de l'oeil postérieur. Ce dernier recouvre fortement l'oeil antérieur dont la position est donc plus ventrale.

2 - Structure

Bien que l'oeil de stolon corresponde à une différenciation secondaire survenant après la métamorphose, sa structure est analogue à celle de l'oeil de souche, à l'exception de l'accroissement important du volume oculaire déjà visible macroscopiquement. L'augmentation du volume oculaire permet une distinction plus nette des trois couches caractéristiques de l'organe visuel (Pl. I, fig. c).

Dans la couche rétinienne, il est possible d'observer deux rangées concentriques de noyaux allongés qui correspondent, comme nous le verrons en microscopie électronique, aux noyaux des cellules pigmentaires et des cellules sensorielles.

L'épaisseur de la couche pigmentaire demeure inchangée, sa circonférence s'est, par contre, largement accrue.

Corrélativement, la cavité oculaire toujours dépourvue de noyaux s'agrandit. Ainsi, il est possible de distinguer deux parties : l'une, située dans la région interne est formée par la juxtaposition de formations cylin-

driques, l'autre, plus externe, est composée de filaments fins. La cavité oculaire paraît être en relation directe avec la cuticule qui s'épaissit et s'invagine à ce niveau.

B - Microscopie électronique

1 - Description générale

La disposition des divers types cellulaires et à fortiori de leurs différentes parties (prolongement apical, corps cellulaire, prolongement basal) s'avère identique à celle de l'oeil de souche (Pl. XI). Il faut néanmoins remarquer que la couche pigmentaire ne s'est nullement accrue en épaisseur, mais que sa circonférence s'est fortement développée. Parmi les prolongements apicaux des cellules pigmentaires existent des espaces, sans forme définie, et remplis d'un matériel finement granulaire (Pl. XI et Pl. XII, fig. a et b).

2 - Etudes des divers types cellulaires

a) Les cellules pigmentaires

Cette cellule bipolaire possède les mêmes caractéristiques que la cellule pigmentaire présente dans l'oeil de souche. La partie apicale du corps cellulaire est munie de nombreux granules pigmentaires et donne naissance à la cupule pigmentaire. De cette zone émanent les prolongements apicaux dans lesquels deux parties peuvent être distinguées (Pl. XII, fig. a). La première qui chemine entre les microvillosités des cellules sensorielles s'élève de la cupule pigmentaire ; quelques petites microvillosités s'observent latéralement. Cette partie du prolongement apical, assez mince, renferme des microtubules orientés longitudinalement ; certains d'entre eux se regroupent parfois sans se fusionner. Quelques vésicules, un peu de glycogène, ainsi qu'une ou deux mitochondries, peuvent être observés dans ce prolongement. La seconde partie, logée entre les prolongements apicaux des cellules pigmentaires, est fortement évasée dans sa région basale, lieu de contact avec la première partie tandis qu'elle présente quelques digitations vers le sommet (Pl. XII, fig. b). Certains microtubules observés dans la première partie se poursuivent ici, parmi les nombreux canalicules à paroi lisse s (Pl. XII, fig. c). Ces derniers sont absents de la région apicale dichotomisée ; dans celle-ci des microtubules épars et des vésicules sont toutefois encore présents (Pl. XII, fig. b).

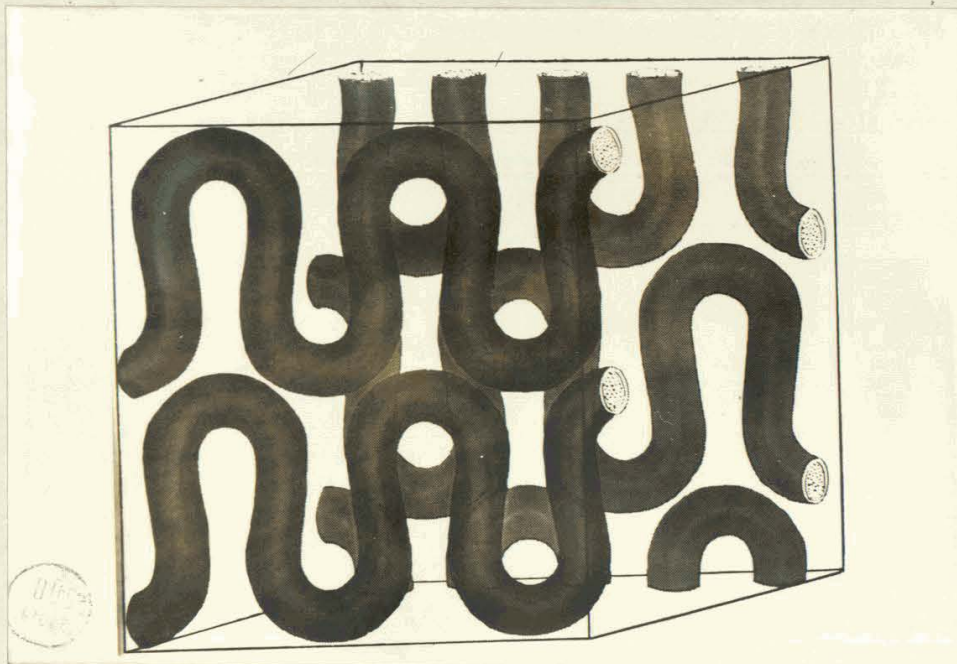


Fig. 8 - Disposition des microtubules dans les formations "paracrystallines". Les trajets de cinq microtubules seulement sont représentés, en tout ou partie, pour rendre plus intelligible leur disposition relative. Les microtubules situés dans un même plan décrivent des courbes qui sont en phase les unes par rapport aux autres. Les courbes des microtubules situés dans les plans immédiatement voisins sont décalées en période et en amplitude (d'après BASSOT, 1966).

Au niveau de la cupule pigmentaire, il est assez fréquent d'observer un centriole et un cil rudimentaire. Ce dernier, logé dans une petite microvillosité, s'étend dans la cavité oculaire.

Dans la partie apicale du corps cellulaire, parmi les nombreux granules pigmentaires, se rencontrent encore quelques-uns de leurs pré-curseurs (Pl. XXVII, fig. a). Une description de ces derniers sera envisagée dans le chapitre suivant.

b) Les cellules sensorielles
.....

Dans l'oeil de souche, cette cellule ne renferme pas de granule pigmentaire ; dans le cas présent, il est possible d'en observer un ou deux, disséminés parmi les inclusions cytoplasmiques du corps cellulaire (Pl. XIII et Pl. XXVI, fig. b).

Cette cellule offre le même aspect général que la cellule sensorielle de l'oeil de souche. Le corps cellulaire présente un noyau basal et se poursuit par un prolongement qui se dirige vers les couches nerveuses sous-jacentes. En plus des inclusions cytoplasmiques habituelles, il faut noter la présence de gouttelettes lipidiques et parfois de formations "paracristallines" (Pl. XIII et Pl. XIV). BASSOT (1966) caractérisa ainsi des structures d'aspect assez variable où se répète uniformément un motif dans lequel dominant des lignes courbes (Fig. 8). Ces formations "paracristallines" localisées souvent dans le corps cellulaire (Pl. XIV, fig. a), se rencontrent aussi dans le col (Pl. XIV, fig. f) ou dans le prolongement apical de la cellule sensorielle. De forme ovale ou arrondie, elle est en relation étroite avec le réticulum endoplasmique granulaire (Pl. XIV, fig. a, b et c). La période des courbes qui forment le motif géométrique est comprise entre 1000 Å et 1300 Å. L'amplitude varie pour des formations différentes de 550 Å à 850 Å.

Au niveau de la cupule pigmentaire, le corps cellulaire se rétrécit et forme le col qui se poursuit dans la cavité oculaire par le prolongement apical. Celui-ci émet latéralement de nombreuses microvillosités plus ou moins enchevêtrées. La partie centrale de ce prolongement contient de très nombreuses mitochondries avec des inclusions, des vésicules, un empilement de sac-cules lamellaires situé plutôt vers la région du col, une racine ciliaire ainsi qu'un cil rudimentaire (Pl. XXX, fig. 5). Ce dernier est situé dans une des microvillosités apicales ou latérales placées toutefois dans le tiers distal du prolongement photorécepteur.

3 - Cavité oculaire

Elle est délimitée par la cupule ou couronne pigmentaire (Pl. XI). Elle renferme les prolongements apicaux des cellules sensorielles et des cellules pigmentaires qui ont été décrites précédemment. Des espaces remplis d'un matériel finement granulaire s'observent parfois entre les prolongements (Pl. XI et Pl. XII, fig. a et b). La cavité oculaire est en relation directe avec la cuticule (Pl. XV).

4 - La cuticule

Si la cuticule n'est pas modifiée au niveau de l'oeil de la souche, chez le stolon, elle subit par contre un profond remaniement. Chez le stolon, l'oeil est beaucoup plus proche de la cuticule ; lorsque celle-ci communique avec la cavité oculaire, il y a disparition des cellules épidermiques. A ce niveau, la cuticule dont l'épaisseur s'est fortement accrue s'invagine vers la cavité oculaire (Pl. XV). Encore présentes, les microvillosités proviennent de projections ramifiées de la zone superficielle de l'épiderme. Ces dernières traversent la cuticule et émergent à l'extérieur. La zone externe de la cuticule est modifiée (Pl. XV et Pl. XVI, fig. a). Sa limite externe n'est plus régulière ; ce n'est plus qu'une suite de bombements et de creux. Les expansions filiformes ou tubulaires, situées à sa surface, ont de plus énormément regressé. Il est encore possible d'en apercevoir mais elles sont très éloignées les unes des autres. Dans la zone interne, on distingue toujours deux parties : l'assise externe et l'assise interne. La première renferme des fibres disposées plus ou moins parallèlement à la surface de la cuticule ; dans la région où celle-ci entre en contact avec la cavité oculaire, les fibres sont par contre disposées plutôt perpendiculairement à cette cuticule. De plus, à cet endroit, l'assise externe s'épaissit beaucoup en s'enfonçant vers l'oeil. L'assise interne, zone des expansions de l'épiderme, ne semble posséder aucune fibre. Les cavités présentes dans les cellules épidermiques superficielles s'ouvrent fréquemment dans cette assise dont l'épaisseur varie par conséquent beaucoup.

III - DISCUSSION : COMPARAISON DE L'OEIL DE SOUCHE ET DE STOLON

A - Structure

Lorsque l'animal est arrivé à maturité sexuelle, l'oeil de stolon a une structure semblable à celle de l'oeil de souche qui s'est différencié à partir de l'ectoderme de l'épispère (antérieur à la prototroche). Dans les deux cas, une formation ciliaire existe parmi les microvillosités rhabdomériques du prolongement photorécepteur. Il est intéressant de remarquer que les yeux qui se développent chez un adulte peuvent ne pas avoir la même structure que ceux qui apparaissent lors de l'ontogenèse. Un tel exemple se rencontre chez Armandia brevis où l'ocelle segmentaire est de type ciliaire tandis que l'ocelle prostomial est de type rhabdomérique (HERMANS, 1969).

B - Taille

Corrélatrice d'un grand développement de la cavité oculaire, l'augmentation de la taille de cet organe chez le stolon est un autre point qui mérite d'être signalé. Le phénomène rappelle les différences de volume observées entre les yeux des Nereidae atokes et épitoques. Selon PFLUGFELDER (1932) et FISCHER (1963), l'hypertrophie oculaire des Nereidae est provoquée par une augmentation du volume cellulaire des prolongements apicaux des cellules rétiniennes en particulier. Un accroissement du nombre des cellules pour un organe néoformé est possible. Il faut cependant insister sur le fait que l'oeil de stolon de Syllis amica possède, comme l'oeil des Nereidae épitoques, des cellules rétiniennes dont les prolongements apicaux sont fortement développés par rapport à ceux de l'oeil de souche (Fig. 4). Le nombre des microvillosités latérales du segment photorécepteur a augmenté. De plus, sa partie centrale renferme de très nombreuses mitochondries. Un tel regroupement de mitochondries a été signalé par DORSEIT et HYDE (1968) dans les cellules photoréceptrices de Nereis virens. Il ne semblerait toutefois pas que cette observation ait été réalisée chez des animaux épitoques.

C - Formation "paracristalline"

Cette formation se rencontre aussi bien dans l'oeil de stolon que dans l'oeil de souche si, toutefois, ce dernier est adapté à l'obscurité. Des structures analogues ont été observées dans des types cellulaires très divers. Elles ont été décrites dans les cellules germinales d'un hémiptère (FOLLIOT et

MAILLET, 1965), dans les cellules photoréceptrices de Limax maximus (CLARK, 1965), dans les photocytes des Polynoïnae (BASSOT, 1966), dans les cellules neurosécrétrices de l'hypothalamus de lézard (D'UVA, 1968), dans les cellules photoréceptrices de Nereis virens (DORSETT et HYDE, 1968), dans les cellules intestinales de batracien (HOUDRY, 1969), dans diverses cellules végétales (ESAU et GILL, 1971), dans l'organe de Bellonci d'un Isopode (CHAIGNEAU, 1971), dans les cellules Hela cultivées in vitro (FRANKE et SCHEER, 1971) et dans les cellules épithéliales de la paroi rectale d'un Insecte aptérygote (FAIN-MAUREL et CASSIER, 1972).

Comme l'a démontré BASSOT, ces formations résultent d'un agencement particulier du réticulum endoplasmique ; ce dernier étant constitué de microtubules de forme ondulée qui se disposent très régulièrement. Les courbes formées par les microtubules d'un même plan sont en phase les unes par rapport aux autres tandis que celles du plan voisin sont décalées d'une demi-période (Fig. 8). Cette origine n'est peut-être pas unique car, pour FAIN-MAUREL et CASSIER, l'espace intermembranaire qui constitue le motif géométrique sinusoïdal ne correspond plus à du réticulum endoplasmique tubulaire mais représente plutôt des lames hyaloplasmiques.

Il paraît par ailleurs très difficile de donner une signification à ces formations. Certains auteurs se contentent de les décrire, d'autres essaient d'entrevoir une fonction plus ou moins liée au type cellulaire où se rencontrent ces formations "paracristallines". C'est ainsi que, pour D'UVA, les formations "paracristallines" situées dans les cellules neurosécrétrices de l'hypothalamus de lézard pourraient intervenir dans des fonctions hypothalamiques. Pour BASSOT, qui fut un des premiers auteurs à les décrire et à proposer un modèle, elles prendraient part aux phénomènes de bioluminescence se produisant dans les photocytes des Polynoïnae. La réaction lumineuse ferait intervenir deux substances, l'une étant contenue à l'intérieur des microtubules (produit α), l'autre à l'extérieur (produit β). Le déclenchement de la réaction lumineuse impliquerait un changement de perméabilité des membranes des microtubules permettant la mise en contact des deux substances. Il est bien difficile d'envisager la fonction éventuelle de ces formations dans les cellules photoréceptrices des Syllidae. Il faut remarquer cependant que ces formations "paracristallines" se rencontrent assez fréquemment dans les cellules photoréceptrices. Elles furent ainsi décrites dans les photorécepteurs des Nereidae : Nereis virens (DORSETT et HYDE, 1968), des Gastéropodes : Limax maximus (CLARK, 1965) et dans l'organe

de Bellonci d'un Isopode : Sphaeroma serratum (CHAIGNEAU, 1971) qui, selon certains auteurs, serait de nature photoréceptrice. Nous pouvons donc nous demander si une telle formation n'interviendrait pas dans la photoréception. Une même structure, se comporterait donc différemment vis-à-vis de la lumière. Elle serait soit émettrice, soit réceptrice de lumière. L'hypothèse qui envisagerait une éventuelle émission de lumière à partir d'un photorécepteur n'est toutefois peut-être pas à rejeter. Si l'on se réfère à ce que l'on trouve chez Syllis, il faut noter que ces structures n'ont pas, jusqu'à présent, été observées dans l'oeil de souche soumis à une photopériode normale mais qu'elles se rencontrent dans l'oeil de stolon ou dans celui de souche adapté à l'obscurité. Nous savons par ailleurs que le stolon devient lumineux lors de l'essaimage et l'on peut imaginer que l'oeil maintenu à l'obscurité, s'il ne peut capter la lumière, est néanmoins capable d'en émettre. Il convient cependant d'être prudent car, jusqu'à présent, le phénomène de luminescence des Syllidiens était considéré comme étant provoqué par le fonctionnement de glandes épidermiques. De plus, chez Syllis, ces structures "paracristallines" n'existent qu'en un très faible nombre par rapport à celui qu'a observé BASSOT dans les photocytes des Polynoïnae.

Etant donné ces considérations, il est possible de se demander si la similitude entre les descriptions réalisées sur les Polynoïnae et les Syllidae existent réellement. Puisque chez Syllis des formations "paracristallines" ont été décelées ^{principalement} dans des organes en voie de développement important, il est tentant d'opérer un rapprochement avec des observations similaires effectuées par d'autres auteurs. Citons en particulier le cas des cellules Hela cultivées in vitro dans lesquelles FRANKE et SCHEER (1971) ont observé de telles formations ; il s'agit ici encore d'éléments cellulaires dont la croissance est exacerbée.

Il est dommage que DORSEIT et HYDE (1968) qui ont aussi décrit des formations "paracristallines" dans l'oeil de Nereis virens n'aient pas spécifié l'état (atoque ou épitoque) des Vers utilisés. Leurs résultats auraient peut-être permis d'infirmer ou au contraire d'étayer notre hypothèse.

CHAPITRE III - DEVELOPPEMENT DE L'OEIL DE STOLON

I - ETUDE EN MICROSCOPIE OPTIQUE

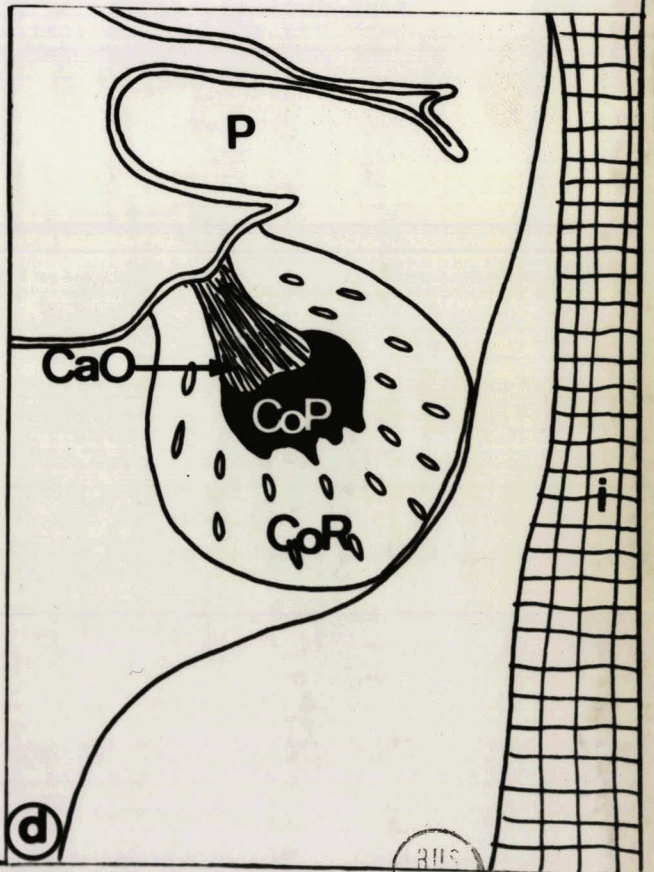
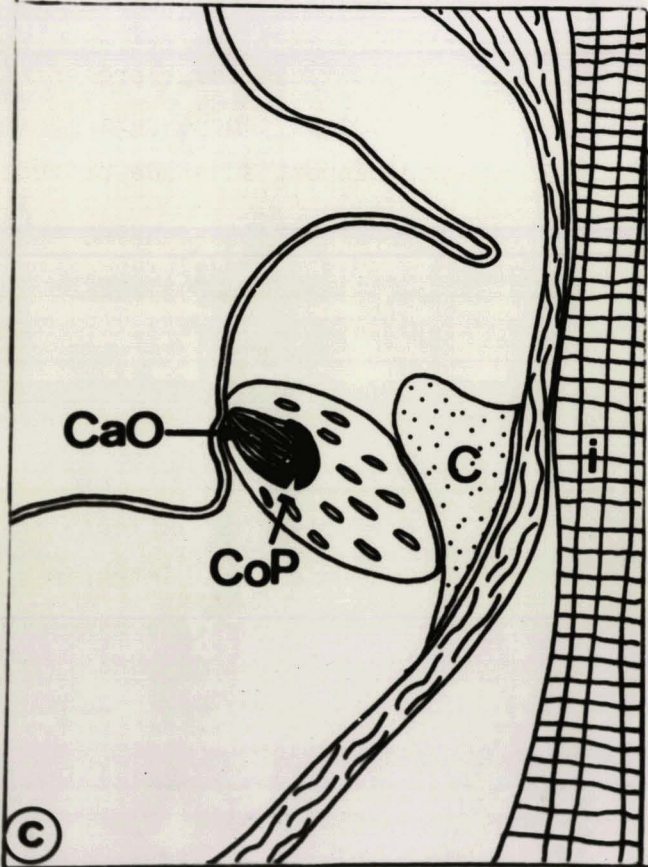
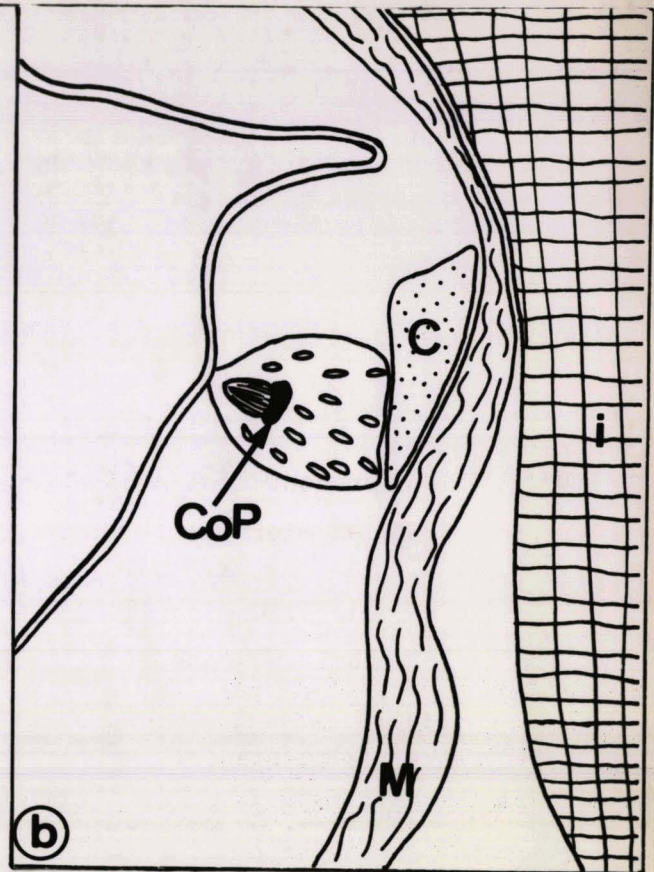
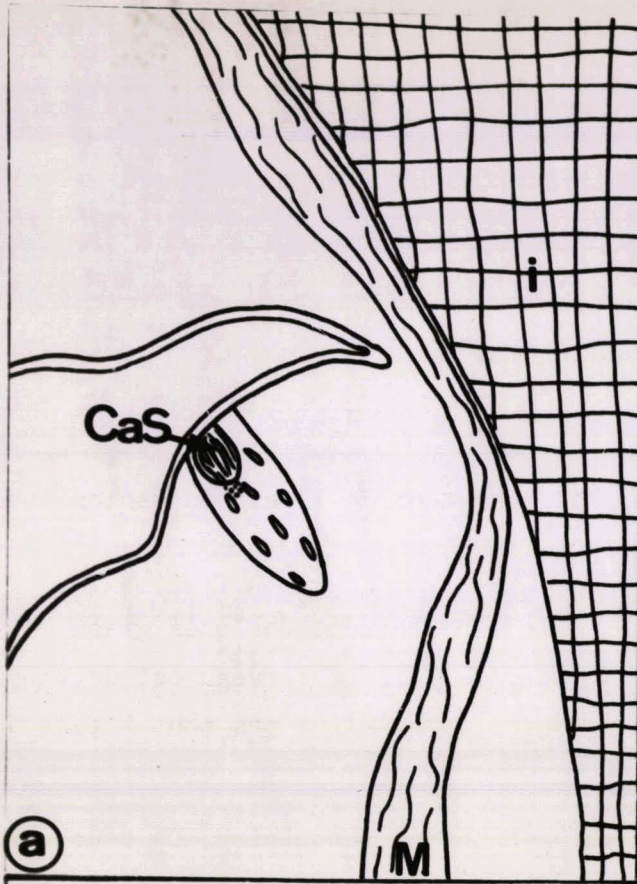
A - Structure de l'oeil de stolon aux différents stades du développement

1 - Stade 3

L'examen à la loupe binoculaire ne permet pas encore de repérer l'oeil en formation; seul, un bourrelet tégumentaire se distingue sur la face antéro-dorsale du segment en cours de céphalisation. L'étude en microscopie optique révèle cependant l'existence d'une structure nerveuse, d'un massif cellulaire et d'une cavité sous-cuticulaire. Située dans la région interne, la structure nerveuse s'appuie sur une couche musculaire et peut être identifiée au cerveau en formation. Les cellules du massif cellulaire s'agencent en rangées plus ou moins parallèles entre elles et perpendiculaires à la cuticule. Cet aspect permet de penser qu'une série de cellules dérive d'une même cellule épidermique ; les figures mitotiques observées dans cette zone (Pl. XVIII, fig. b et d) plaident aussi en faveur de cette hypothèse. Certaines cellules entourent presque entièrement une cavité de 12 μ environ, logée juste en-dessous de la cuticule (Pl. XVII, fig. a et Fig. 9a) qui subit un léger décollement. Celles qui sont adjacentes à la région basale de la cavité renferment quelques granules pigmentaires plus ou moins épars ; leur faible nombre ne permet pas la formation d'une couche pigmentaire régulière et continue. Dans la cavité, aucun noyau n'est visible ; seul apparaît un réseau de fibres assez lâches.

2 - Stade 4

L'oeil se distingue à la loupe binoculaire ; il a l'aspect d'une toute petite tache rouge. Au microscope optique, s'observe un rétrécissement du diamètre de l'intestin au niveau du métamère en cours de céphalisation. La couche musculaire suit le mouvement de l'intestin. Sur cette dernière s'appuie le cerveau (Pl. XVIII, fig. a etc). Le volume de l'oeil s'est accru par rapport au stade 3, et l'on peut remarquer, entre les couches cellulaires et la cavité oculaire, une augmentation importante du nombre des granules pigmentaires. Ces derniers donnent naissance, par leur accumulation, à une couche pigmentaire dense et continue ; elle n'entoure néanmoins pas complètement la



cavité ; elle se localise uniquement dans la région basale (Pl. XVII, fig. b et Fig. 9b). Etant donné la densité de la couche pigmentaire, la distinction d'une éventuelle relation entre la cavité sous-cuticulaire qui s'identifie à la cavité oculaire et les cellules sous-jacentes s'avère impossible. De plus, à ce stade, ces cellules tendent à s'ordonner autour de la cavité. Les noyaux des cellules rétiniennes sont fréquemment disposés en deux rangées plus ou moins concentriques.

3 - Stade 5

La cavité oculaire et la couche pigmentaire s'accroissent encore (Pl. XVII, fig. c et Fig. 9c). Cette dernière qui entoure maintenant la cavité s'épaissit dans sa région basale.

4 - Stade 6

Le volume de l'oeil a encore augmenté par rapport au stade précédent. La cavité oculaire est formée de nombreuses fibres plus ou moins parallèles entre elles mais perpendiculaires à la cuticule. La couche pigmentaire s'est fortement développée ; les granules pigmentaires qui la constituent se rencontrent jusque dans la région nucléaire des corps cellulaires des cellules rétiniennes (Pl. XVII, fig. d et Fig. 9d).

B - Phénomènes de polycéphalie

Déjà observés par DURCHON (1952, 1959) lors des stolonisations expérimentales, ces phénomènes de polycéphalie interviennent aussi bien sur les segments sétigères de la souche que sur ceux du stolon. Le plus fréquemment, les têtes apparaissent d'une manière synchrone mais il arrive que certaines se forment lorsque les premières ont presque terminé leur évolution. Chaque segment céphalique ainsi formé possède, comme le segment céphalique du stolon, deux paires d'yeux volumineux situés de part et d'autre du cerveau (Pl. XIX, fig. a). Ces têtes, très souvent situées sur des métamères successifs, ne se détacheront pas de l'individu. Les organes photorécepteurs semblent comparables à ceux d'une tête de stolon normal. Il faut cependant signaler que la cupule pigmentaire n'est pas aussi régulière que celle des yeux de souche ou de stolon. Elle forme parfois des digitations qui donnent l'impression de l'existence, du même côté de l'animal, de trois ou quatre yeux (Pl. XIX, fig. b et a).

Dans certains cas de polycéphalie, s'observent indifféremment à droite ou à gauche de l'individu des demi-têtes. Il faut cependant remarquer que dans un tel cas, la demi-tête ainsi formée renferme 1 paire d'yeux et vraisemblablement un demi-cerveau, le tout n'étant localisé que d'un seul côté de l'individu (Pl. XIX, fig. c et d).

C - Phénomène de régénération

Les Vers ont été coupés en deux dans la région moyenne. La partie postérieure privée de proventricule entre en stolonisation et régénère simultanément une tête et quelques métamères. Les observations ont été réalisées après traitement du matériel par la technique de MAILLET (1968). Cette dernière permet de mieux visualiser le tissu nerveux.

Il est intéressant de noter l'énorme développement des organes oculaires qui rappellent de ce fait ceux d'un stolon (Pl. II, fig. a, b et c). Il faut cependant remarquer que, si la section est pratiquée non plus en arrière du proventricule mais en avant de celui-ci, la partie postérieure n'entre plus en stolonisation et la tête qui est régénérée ne semble pas présenter d'hypertrophie oculaire.

Dans la partie de l'individu entrée en stolonisation, l'innervation des soies natatoires a pu être observée (Pl. II, fig. d). Dans la partie régénérée, la technique de MAILLET souligne la présence du cerveau et de ses principaux nerfs : antérieurs, palpaires et optiques, de la chaîne nerveuse et des nerfs collatéraux (Pl. II, fig. a et b).

L'observation des phénomènes de polycéphalie pouvait déjà laisser envisager des relations d'une part entre la chaîne ganglionnaire et le cerveau et d'autre part, entre le plexus sous épidermique, les yeux, les nerfs optiques et le cerveau. Les images obtenues avec la technique de MAILLET dans l'étude du processus de régénération plaident également en faveur de rapports étroits existant entre ces divers éléments.

II - ETUDE EN MICROSCOPIE ELECTRONIQUE

Lors de cette étude, nous envisagerons successivement les différents stades de la formation de l'oeil de stolon.

A - Etude de l'oeil au stade 3

1 - Aspect général

En début de stade 3, une cavité sous-cuticulaire correspondant à la future cavité oculaire est formée ; elle renferme quelques petites microvillosités. A sa périphérie s'ordonnent des cellules non encore différenciées en cellules sensorielles ou pigmentaires. Aucun granule pigmentaire n'est présent. Quelques centrioles situés très près de la cavité peuvent cependant être observés. Les cellules plus internes s'appuient sur une couche musculaire et nerveuse (Pl. XX). Au stade 3 proprement dit, cette cavité renferme des microvillosités qui appartiennent principalement aux cellules pigmentaires. A ce stade, la différenciation cellulaire a débuté. La distinction entre cellules sensorielles et pigmentaires est donc possible.

2 - Description des différentes parties de l'oeil
en début de stade 3

a) Types cellulaires
.....

Les amas de chromatine sont répartis dans tout le noyau. Ce dernier, avec son nucléole excentré ou central, est en général peu découpé. Parmi les inclusions cytoplasmiques, il faut noter la présence de corps denses situés préférentiellement près de la cuticule (Pl. XX et Pl. XXIV, fig. a) et des filaments de soutien (Pl. XXVI, fig. a). Ces derniers, très peu fréquents, sont identiques à ceux qui se localisent dans les cellules pigmentaires. Les ribosomes s'associent parfois avec le réticulum endoplasmique pour former des "coated vesicles" (Pl. XXVI, fig. d). Une telle configuration des ribosomes se rencontre dans diverses cellules sécrétrices. Des vacuoles qui, dans certains cas, semblent donner naissance à de petites cavités existent à la jonction avec la cuticule, à la périphérie de la cavité sous-cuticulaire ou encore parmi les cellules plus basales (Pl. XX). Elles renferment toutes une substance dont il conviendra dans un avenir proche de vérifier la nature glucidique que laisse envisager l'aspect morphologique (Pl. XXII, fig. a ; Pl. XXIII, fig. b et Pl. XXIV , fig. a et b). L'origine de ces vacuoles est encore inconnue ; il apparaît cependant que certaines d'entre elles peuvent se développer à partir d'espaces intercellulaires tandis que celles qui sont situées à la périphérie de la cavité sous-cuticulaire, semblent plutôt se former dans la cellule. De toute façon, leur contour est plus ou moins nettement défini et elles paraissent en constant agrandissement. Les vacuoles situées à la périphérie de la

future cavité oculaire, s'ouvrent en effet dans cette dernière ; elles libèrent leur contenu dans la cavité et augmentent son volume (Pl. XXII, fig. a et b). Plusieurs de ces vacuoles se rencontrent parmi les cellules basales (Pl. XX). Dans certains cas extrêmes, une vacuole est entourée par plusieurs cellules et figure une cavité (Pl. XX). Il est probable qu'elle se mette secondairement en relation avec la cavité sous-cuticulaire. A la périphérie de cette seconde cavité peuvent être observées quelques microvillosités tandis que l'intérieur renferme des filaments (Pl. XXIII, fig. b). Ces derniers rappellent ceux qui occupent la cavité dans les stades ultérieurs.

b) Cavité sous-cuticulaire
.....

Elle correspond à la future cavité oculaire. Comme les cellules ne possèdent que de très petites microvillosités, la cavité contient une substance comparable à celle que renferment les vacuoles décrites précédemment. A ce stade, il est difficile de conclure si les quelques microvillosités présentes appartiennent aux cellules sensorielles ou aux cellules pigmentaires. Dans certaines d'entre elles s'observent cependant quelques centrioles (Pl. XX, Pl. XXIV, fig. b). Nous pouvons donc nous demander si la cellule sensorielle n'a pas subi un début de différenciation. Une telle hypothèse ne peut être confirmée car au stade 3 proprement dit, une formation ciliaire se rencontre dans les cellules pigmentaires. De telles formations ciliaires, souvent représentées par deux centrioles orientés perpendiculairement, s'observent aussi dans la partie apicale des cellules faisant la jonction avec la cuticule (cellules épidermiques) et qui se transformeront vraisemblablement par la suite en cellules sensorielles ou pigmentaires (Pl. XXIV, fig. a).

c) Cuticule
.....

Elle semble comparable à celle de l'oeil de souche. L'épaisseur des couches ainsi que leur agencement n'ont pas varié. Il semble néanmoins que le nombre et la taille des microvillosités externes soient en régression. De plus, l'assise interne de la zone interne qui dans certains cas est dépourvue de fibres, s'accroît grâce à l'ouverture de vacuoles appartenant aux cellules épidermiques. Cet accroissement de l'assise interne semble également dû à un début de décollement cuticulaire (Pl. XXIII, fig. a).

3 - Description des différentes parties de l'oeil
au stade 3 proprement dit

a) Types cellulaires

α) Cellule pigmentaire

A ce stade la présence de quelques granules pigmentaires permet de distinguer cette cellule des autres types cellulaires. Deux parties commencent à s'individualiser : le corps cellulaire et le prolongement apical. Ce dernier s'étend dans la cavité sous-cuticulaire. Le noyau, logé dans la partie basale du corps cellulaire, est très peu découpé. Le cytoplasme renferme, au voisinage de celui-ci : un appareil de Golgi bien développé avec de nombreuses vésicules, un réseau ergastoplasmique réduit, et, vers la partie apicale : des mitochondries allongées avec parfois des inclusions, des filaments de soutien orientés longitudinalement, de nombreuses vésicules polymorphes. Fréquemment ces dernières possèdent une double paroi et se présentent sous la forme d'une demi-circonférence. Certaines peuvent s'observer à proximité de l'appareil de Golgi. Il faut signaler également la présence de microtubules orientés selon l'axe longitudinal de la cellule ainsi que les tout premiers granules pigmentaires et leurs précurseurs. Ils apparaissent sous forme de fines granulations entourées par une membrane unitaire (Pl. XXVII, fig. a) de petits granules de pigment libres ou situés dans une vacuole au contenu plus ou moins dense aux électrons (Pl. XXVII, fig. a et b), de corps multivésiculaires (Pl. XXV, fig. a), de corps denses aux électrons, renfermant quelques grains plus denses (Pl. XXVI, fig. a). Certains d'entre eux semblent provenir de sécrétion golgienne (Pl. XXVI, fig. c). Dans tous les cas, leur taille est inférieure à celle des granules pigmentaires bien différenciés.

Un prolongement apical fait suite au corps cellulaire (Pl. XXI). Ce prolongement se dichotomise dans sa région terminale tandis que la partie basale émet latéralement des microvillosités assez rectilignes. Il renferme de nombreuses vésicules polymorphes comparables à celles du corps cellulaire, des microtubules toujours orientés longitudinalement et qui parfois se réunissent entre eux en prenant l'aspect de filaments. A la limite entre prolongement apical et corps cellulaire, il est fréquent d'observer un cil rudimentaire ou deux centrioles orientés perpendiculairement (Pl. XXV, fig. a).

(β) Cellule sensorielle

Ce type cellulaire commence également à se différencier. Nous n'avons pu observer qu'une seule fois une petite racine ciliaire et le cil en coupe transversale. Ce sont généralement l'emplacement et les petites microvillosités du prolongement apical qui nous laissent supposer qu'il s'agit d'une cellule sensorielle. Dans le cytoplasme de cette cellule se distinguent souvent un centriole, quelques vésicules et corps multivésiculaires.

b) Cavité sous-cuticulaire

Cette cavité renferme plus de structures cellulaires qu'en début de stade 3. Les prolongements apicaux des cellules pigmentaires pénètrent dans cette dernière et la remplissent peu à peu (Pl. XXI). La cavité continue toutefois à s'agrandir. Certaines vacuoles contenues dans les cellules pigmentaires s'ouvrent dans celle-ci.

c) Cuticule

Elle est en tous points comparable à celle que l'on observe en début de stade 3.

4 - Résumé

La cavité oculaire est déjà formée en début de stade 3 mais la cuticule n'a pas subi de modification profonde. La différenciation des cellules pigmentaires paraît plus rapide que celle des cellules sensorielles.

B - Etude de l'oeil au stade 4

A ce stade, la pigmentation s'étant accrue, il est possible de distinguer l'oeil à la loupe binoculaire. Celui-ci est très peu développé ; il a l'aspect d'une toute petite tache rouge.

1 - Aspect général

Les cellules rétiniennes sont disposées de telle sorte que l'oeil apparaît sous la forme d'une cupule dont la région apicale s'oriente vers la cuticule. Dans cette région se situe la cavité sous-cuticulaire qui au stade 4, renferme beaucoup plus de structures cellulaires qu'au stade 3 (Pl. XXVIII).

2 - Types cellulaires

a) Cellule pigmentaire

Seules les cellules pigmentaires situées vers la base de la cupule possèdent déjà de nombreux granules pigmentaires. Ces derniers regroupés dans la région apicale des corps cellulaires tendent à donner naissance à un début de couche pigmentaire (Pl. XXVIII). La cellule pigmentaire est bipolaire. Le corps cellulaire se poursuit en effet dans la cavité sous-cuticulaire par le prolongement apical et, vers la couche nerveuse, par le prolongement basal. Comme au stade 3, ce corps cellulaire renferme vers la base un noyau, un peu plus irrégulier mais allongé ; la chromatine est répartie à la périphérie et en petits amas centraux. Le reste du corps cellulaire possède toujours les mêmes inclusions cytoplasmiques : appareil de Golgi avec vésicules, vacuoles avec parfois quelques microvillosités... Mais, il faut surtout noter la présence, dans la région apicale de ce corps cellulaire, de granules pigmentaires et de quelques-uns de leurs précurseurs (Pl. XXVII, fig. c). Certains granules se rencontrent aussi dans la région nucléaire. Les formations ciliaires (centriole, cil rudimentaire) sont toujours présentes. Le cil rudimentaire est logé dans une petite microvillosité s'étendant dans la cavité oculaire. Dans cette dernière, se situe également le prolongement apical. Plus développé qu'au stade 3, ce prolongement a la même forme. Des parois latérales émanent des microvillosités tandis que l'extrémité apicale se dichotomise. Le prolongement apical renferme toujours des vésicules dont le nombre décroît vers le sommet, des grains de glycogène et des microtubules longitudinaux, plus ou moins coalescents (Pl. XXIX, fig. a). Certains se poursuivent même dans les digitations apicales.

b) Cellule sensorielle

Les cellules sensorielles ont commencé leur différenciation. Il faut signaler en particulier que la partie apicale du corps cellulaire donne naissance à des microvillosités qui s'étendent dans la cavité sous-cuticulaire. Le corps cellulaire possède un noyau dans sa moitié basale tandis que sa partie apicale renferme diverses inclusions cytoplasmiques telles que : l'appareil de Golgi, l'ergastoplasme, les mitochondries, ainsi que des petites vésicules comparables à celles des cellules pigmentaires. Vers la cavité sous-cuticulaire, les jonctions entre cellules sensorielles et pigmentaires sont renforcées par la présence de desmosomes. A ce niveau, le corps cellulaire

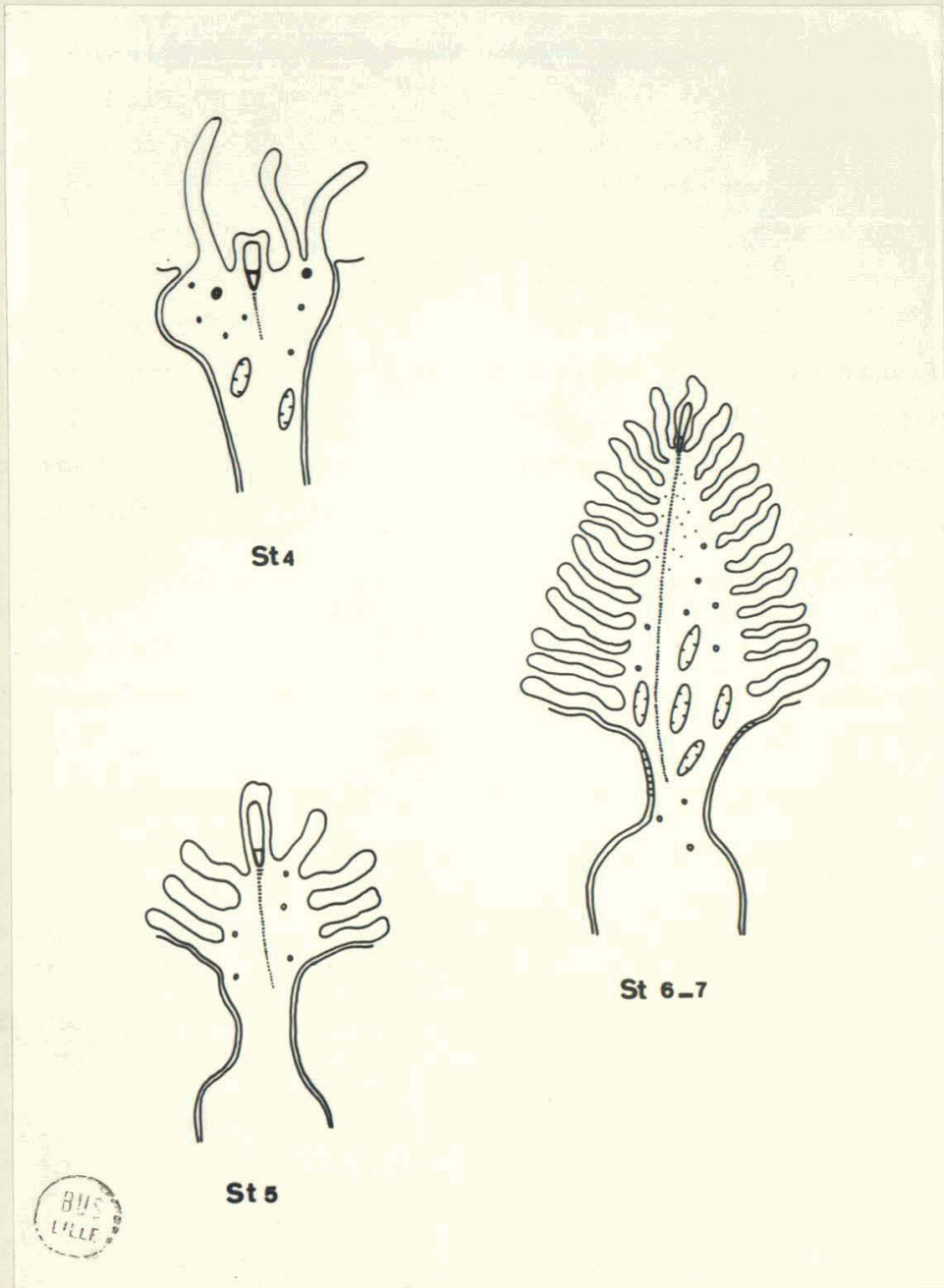


Fig. 10 - Développement du prolongement apical de la cellule photoréceptrice.

- st. 4 : Prolongement formé par quelques microvillosités dont l'une des plus **axiales** renferme un cil **rudimentaire**.
- st. 5 : Augmentation du nombre des microvillosités. Le col et le prolongement apical de la cellule sont différenciés. Le cil rudimentaire est localisé dans une des microvillosités apicales et se poursuit par une racine ciliaire.
- st. 6-7 : La différenciation est pour ainsi dire achevée. Le prolongement possède de nombreuses microvillosités latérales, des mitochondries, un cil rudimentaire et une racine ciliaire qui se prolonge jusqu'au niveau du col.

émet vers la cavité sous-cuticulaire quelques microvillosités apicales dont l'une des plus axiales renferme un cil rudimentaire (Pl. XXX , fig. a et Fig. 30). Ce dernier possède une racine ciliaire à la base de laquelle un second centriole peut parfois être observé.

3 - Cavité sous-cuticulaire

Cette cavité dont la taille s'est accrue, paraît néanmoins beaucoup moins vide qu'au stade 3, par suite du développement des prolongements apicaux des cellules pigmentaires et des cellules sensorielles. Ces derniers se situent plutôt à la périphérie de la cavité. Seuls, les prolongements des cellules pigmentaires atteignent la région centrale et même la cuticule.

4 - Cuticule

Elle ne semble avoir subi aucune modification par rapport au stade 3 décrit précédemment. A la base de celle-ci, dans la région médiane de la cavité s'observent de fins filaments parmi les quelques microvillosités des prolongements apicaux des cellules sensorielles (Pl. XVI, fig. b et c).

C - Etude de l'oeil au stade 5

1 - Aspect général

Bien que la forme générale de l'oeil reste inchangée, la cupule pigmentaire se développe et s'intercale entre la couche rétinienne et la cavité oculaire (Pl. XXXI, fig. a). De plus, la taille de l'oeil s'accroît toujours.

2 - Types cellulaires

a) Cellule pigmentaire
.....

La morphologie de la cellule n'a pas changé par rapport au stade 4. Situé dans la cavité oculaire, le prolongement apical pourvu de petites microvillosités latérales poursuit son développement. Seule une augmentation dans le nombre des granules pigmentaires semble intervenir dans le corps cellulaire. Dans la partie apicale de celui-ci on peut toujours noter la présence des vacuoles qui s'ouvriront dans la cavité oculaire, de petites vésicules polymorphes et d'une formation ciliaire.

b) Cellule sensorielle
.....

Si la morphologie générale de la cellule pigmentaire semble inchangée, celle de la cellule sensorielle se modifie. Au niveau de la

cellule pigmentaire, le corps cellulaire se reserre et forme ainsi le col de cette cellule. Le prolongement apical s'est considérablement accru. Il faut maintenant signaler la présence d'un prolongement bien différencié, différent des microvillosités apicales qui s'élevaient dans la cavité sous-cuticulaire au stade précédent (Fig. 10). Le prolongement fait suite au col et émet latéralement des microvillosités. Celles-ci, dont le nombre a augmenté, s'ordonnent beaucoup plus régulièrement. Le cil rudimentaire est toujours présent dans une des microvillosités apicales et se poursuit par une racine ciliaire.

3 - Cavité sous-cuticulaire

A ce stade, les espaces non occupés par les prolongements apicaux des cellules rétinienne deviennent de plus en plus rares. La cavité sous-cuticulaire s'est transformée en cavité oculaire.

4 - Cuticule

Cette dernière subit quelques modifications par rapport aux stades précédents. La zone externe qui, normalement, est assez rectiligne, présente des ondulations plus ou moins fortes. De plus, comme cela a été décrit dans le chapitre précédent pour le stade 7, la zone interne s'épaissit énormément lorsque la cuticule entre en contact avec la cavité oculaire et plus particulièrement avec les prolongements apicaux des cellules pigmentaires.

D - Etude de l'oeil au stade 6

1 - Aspect général

A ce stade le développement de l'oeil est pour ainsi dire achevé. Les granules pigmentaires ne sont plus uniquement localisés dans la région basale de la cupule. Les prolongements apicaux des cellules rétinienne se sont considérablement accrus, ne laissant subsister dans la cavité oculaire que quelques espaces libres situés surtout à l'apex des cellules sensorielles (Pl. XXXII, fig. a); le cil rudimentaire de ces dernières s'élève souvent dans ces espaces. Le corps cellulaire des cellules rétinienne se poursuit par un prolongement basal qui se dirige vers les couches nerveuses sous-jacentes et en particulier vers le nerf optique (Pl. XXXII, fig. a).

2 - Types cellulaires

a) Cellule pigmentaire

Suivant le degré de différenciation atteint par l'oeil au moment de la fixation, la morphologie des prolongements apicaux des cellules

pigmentaires s'avère différente. Les prolongements sont comparables soit à ceux d'un stade 3, soit à ceux d'un stade 7. Dans le premier cas, muni de microvillosités latérales, le prolongement assez fin renferme des microtubules sur toute sa longueur (Pl. XXIX, fig. b) et se dichotomise vers son sommet. Ce dernier possède également des vésicules. Certaines d'entre elles s'observent près de la surface membranaire (Pl. XXXII, ^{fig. b)}; il est toutefois impossible de conclure s'il s'agit de vésicules d'endocytose ou d'exocytose. Dans le second cas, deux régions se distinguent : une région basale et mince qui contient des microtubules ; une région apicale, hypertrophiée et dichotomisée vers son sommet où s'observe un abondant réseau de "canalicules ~~à paroi lisse~~ à paroi lisse".

Au niveau de la cupule pigmentaire, existent toujours une formation ciliaire (Pl. XXV, fig. b) et des précurseurs de granules pigmentaires.

b) Cellule sensorielle

Le développement du prolongement apical de la cellule

sensorielle se poursuit au-delà du stade 5. La cellule sensorielle est alors relativement semblable à celle d'un stade 7 (Fig. 10). Peut-être un peu moins développé qu'au stade 7, ce prolongement apical émet latéralement de nombreuses microvillosités disposées régulièrement. Sa partie centrale contient un grand nombre de mitochondries, des empilements de saccules lamellaires dont le nombre dépasse rarement la dizaine, des vésicules polymorphes, du glycogène, et parfois des microtubules et des "coated vesicles". Une racine ciliaire se prolonge par un cil rudimentaire qui se situe souvent dans les espaces restés libres de la cavité oculaire (Pl. XXX, fig. b et Pl. XXXIII, fig. a). Ce cil comme celui de la cellule photoréceptrice de l'oeil de souche ne semble pas posséder de doublets centraux (Pl. XXXIII, fig. b). Il n'est pas rare d'observer dans le corps cellulaire, parmi les nombreux corps multivésiculaires (Pl. XXVI, fig. b), des gouttelettes lipidiques, un ou deux granules pigmentaires et des "formations paracrystallines".

3 - Cavité oculaire

Elle renferme, dans la région périphérique, les prolongements apicaux des cellules sensorielles tandis que dans la région centrale s'étendent les prolongements des cellules pigmentaires. Entre les deux parties existent encore quelques espaces libres qui tendent à régresser de plus en plus (Pl. XXXII, fig. a). Dans ces derniers, au contenu finement granulaire, s'élève fréquemment un cil rudimentaire (Pl. XXX, fig. b). Des prolongements apicaux des

cellules pigmentaires paraissent s'élever de nombreux filaments qui se dirigent vers la cuticule (Pl. XXXIV).

E - Etude de l'oeil au stade 7

La description de l'oeil au stade 7 a été donnée dans le chapitre précédent.

III - DISCUSSION

Au stade 3, une cavité sous-cuticulaire existe déjà à l'emplacement du futur organe. Le cerveau est également présent. Nous envisagerons dans la discussion générale le point particulièrement important existant entre le système nerveux et les yeux. Nous ne discuterons ici que des problèmes posés par le développement de la lentille et la formation des granules pigmentaires.

A - Développement de la lentille. Présence de microtubules

Chez Syllis, la lentille est formée par une partie des prolongements apicaux des cellules pigmentaires. Ceux-ci, assez peu développés au stade 3, s'allongent puis s'hypertrophient dans leur moitié supérieure à partir du stade 6. Dans tous les cas, ils renferment des microtubules longitudinaux qui se groupent parfois, de nombreuses vésicules présentant fréquemment une double paroi et des particules de glycogène. Les prolongements qui se différencient au cours du développement de la lentille chez les Céphalopodes (ARNOLD, 1966, 1967) sont comparables à ceux qui s'observent chez Syllis. Des microvillosités en émanent latéralement ; ils renferment de nombreux microtubules et des vésicules. Il faut toutefois remarquer que ces prolongements appartiennent aux cellules cornéennes et qu'ils se réunissent pour former une lentille "primordiale" qui élaborera un matériel dense aux électrons.

Les cellules en cours de développement et subissant des changements de forme renferment souvent des rangées ordonnées de microtubules. Ces derniers ont été décrits dans la lentille du poussin (BYERS et PORTER, 1964), dans les muscles du vol des Diptères (AUBER, 1964), dans les cellules des écailles d'Ephestia (OVERTON, 1966), dans les cellules rétiniennes de la *Drosophile* (PERRY, 1968) et dans bien d'autres types cellulaires (cf. bibl. in PERRY, 1968). La fonction de ces microtubules n'est pas encore totalement élucidée. Pour certains auteurs, ils seraient responsables de la forme de la cellule en tant qu'éléments cytosquelettiques (BYERS et PORTER, 1964) ; pour d'autres, ils interviendraient dans le contrôle des mouvements des constituants cytoplasmiques

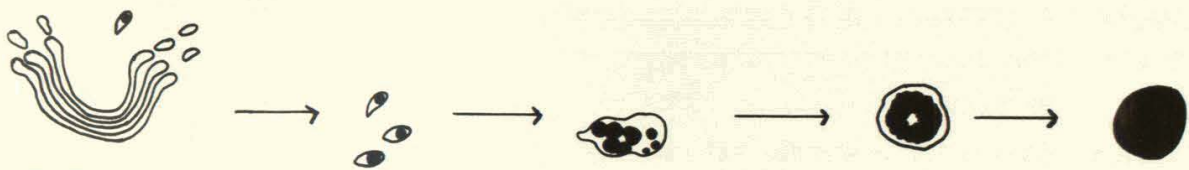


Fig. 11 - Formation hypothétique des granules pigmentaires. De l'appareil de Golgi émanent des vésicules chargées de pigment. Ces dernières fusionnent entre elles et forment des vésicules plus grandes dont la matrice, plus ou moins dense aux électrons, renferme des granules de pigment. Ceux-ci fusionnent dans la vésicule qui s'arrondit. A ce stade, le granule pigmentaire est pour ainsi dire formé.



(PORTER et TILNEY, 1965). Mais de telles fonctions sont parfois attribuées plutôt aux microfibrilles qu'aux microtubules (CLONEY, 1966 ; O'BRIEN et THIMANN, 1966).

Chez Syllis, il se pourrait que les microtubules interviennent dans le maintien de la forme de la cellule. Il faut remarquer en effet qu'au début du développement de l'oeil les prolongements apicaux des cellules pigmentaires s'élèvent dans la cavité sous-cuticulaire où ils ne sont nullement maintenus. Il faut cependant noter que les prolongements apicaux des cellules pigmentaires de l'oeil de souche ainsi que ceux de l'oeil de stolon parvenu à maturité sexuelle, renferment également des microtubules. Ces derniers semblent présents dans la totalité du prolongement. Ces microtubules interviendraient donc peut-être dans la contraction. Une telle hypothèse rejoindrait celle qu'émirent FISCHER et BRÖKELMANN (1966) au sujet des filaments localisés dans le corps cellulaire et le prolongement apical de la cellule pigmentaire de Platynereis dumerilii.

B - Formation des granules pigmentaires

Pour de nombreux auteurs, l'appareil de Golgi occupe une position clé dans la synthèse des granules pigmentaires (cf. bibl. in SPITZNAS, 1971 et in VERNET, 1972). L'ergastoplasme synthétise des polypeptides qui passent dans l'appareil de Golgi. Là, ils se condensent en molécules de protyrosinase qui se détachent des saccules golgiens et donnent naissance à de petites vésicules. Ces dernières fusionnent entre elles pour former des "prémélanosomes" qui donneront des granules pigmentaires. Une telle formation est également décrite par EAKIN et KUDA (1971) dans les cellules pigmentaires de l'oeil des têtards d'Ascidies. MOYER (1963) a cependant constaté que l'épithélium pigmentaire de souris peut ne présenter aucun centre golgien apparent. SHOUP (1966) et EAKIN et BRANDENBURGER (1967) qui envisagent respectivement la genèse des granules pigmentaires dans l'oeil de type sauvage et de type mutant de Drosophila melanogaster et dans l'oeil d'Helix aspersa, concluent que le mode de formation est variable et peut être différent pour un même organe.

Chez les Syllidae, il semble que l'appareil de Golgi intervienne dans la formation des granules pigmentaires. Au voisinage de ce dernier se rencontrent de petites vésicules chargées de pigment. Celles-ci fusionnent et forment des vésicules plus grandes dont la matrice plus ou moins dense aux électrons présente des amas de pigment. Elles donnent par la suite naissance aux granules

pigmentaires (Fig. 11). Ce ne serait toutefois pas la seule hypothèse envisageable. En début de stade 3, alors que les granules pigmentaires ne sont pas encore présents, se distinguent dans le cytoplasme des organites comparables aux pré-curseurs des granules pigmentaires décrits par SHOUP (1966) ou par EAKIN et BRANDENBURGER (1967). Il faut également remarquer que, chez Syllis, le pigment est rouge. Ce dernier s'apparenterait plutôt aux caroténoïdes.

CHAPITRE IV - ETUDE DE L'OEIL D'INDIVIDUS MAINTENUS A L'OBSCURITE

L'étude a été réalisée en microscopie optique pour les yeux de la souche et du stolon. Elle a été complétée par un examen au microscope électronique de l'oeil de la souche.

I - ETUDE EN MICROSCOPIE OPTIQUE

Le maintien des animaux à l'obscurité durant 5 jours avec fixation en l'absence de lumière entraîne une migration des granules pigmentaires vers le fond de la cupule ; celle-ci apparaît donc largement ouverte du côté de la cuticule. Un tel phénomène se produit aussi bien dans l'oeil de la souche (Pl. I, fig. b) que dans l'oeil du stolon (Pl. I, fig. d). Aucune autre modification relative à l'agencement des diverses couches n'est visible.

II - ETUDE EN MICROSCOPIE ELECTRONIQUE

A - Description générale

La structure est relativement comparable à celle d'un oeil non adapté à l'obscurité. Les couches rétinienne et pigmentaire de même que la cavité **oculaire** sont disposées de façon analogue (Pl. XXXV). Comme nous avons déjà pu l'observer en microscopie optique, la couche pigmentaire est toutefois très largement ouverte du côté de la cuticule (Pl. XXXV et XXXVI).

B - Etude ultrastructurale des divers éléments de l'oeil et de la cuticule

1 - La cellule pigmentaire

Le maintien des animaux à l'obscurité pendant 5, 12 ou 21 jours ne semble guère modifier l'infrastructure de la cellule pigmentaire. Cette cellule, bipolaire, possède toujours un prolongement apical qui s'étend dans la cavité oculaire. Ce dernier émet des microvillosités latérales et se caractérise par les microtubules et les vésicules qu'il renferme. Le nombre des granules pigmentaires logés dans le corps cellulaire et tout particulièrement dans la partie apicale ne semble pas avoir régressé. Aucun d'entre eux ne présente de figures de dégénérescence. Diverses inclusions cytoplasmiques s'observent parmi ces granules pigmentaires. Le noyau lobé dont les amas de chromatine se répartissent préférentiellement près de l'enveloppe nucléaire est placé, soit dans la partie basale du corps cellulaire, soit près de la couche pigmentaire.

2 - La cellule sensorielle

La morphologie générale de cette cellule n'a pas varié, le prolongement apical, photorécepteur, s'étend toujours dans la cavité oculaire. Il arrive toutefois que l'agencement ou la structure des microvillosités subissent des modifications. Ces dernières, comme nous le verrons, paraissent assez contradictoires. Ainsi, lors d'un maintien à l'obscurité de 5 jours, les microvillosités latérales semblent se disposer beaucoup plus régulièrement et la partie centrale du prolongement apical s'élargit (Pl. XXXVI) ; ce phénomène laisse supposer une réduction dans la longueur des microvillosités. Des dégradations peuvent également se produire ; c'est ainsi qu'après une privation de lumière de 12 jours, des altérations dans les microvillosités interviennent parfois (Pl. XXXVII, fig. a et b). Dans un cas ultime, les microvillosités sont remplacées par de très nombreuses vésicules et les prolongements apicaux des cellules pigmentaires disparaissent pour ainsi dire complètement, laissant la partie centrale de la cavité oculaire presque vide (Pl. XXXVII, fig. c). De telles détériorations ultrastructurales ne sont toutefois pas toujours observées lors d'un maintien à l'obscurité ; dans certains cas, aucune modification ne semble se produire.

L'adaptation à l'obscurité n'entraîne nullement une régression ou une disparition de la formation ciliaire (Pl. XXXVIII, fig. a et b). Cette dernière, comme pour un oeil maintenu dans des conditions photopériodiques normales, est représentée par un cil rudimentaire logé dans une des microvillosités apicales ; la racine ciliaire située à sa base se poursuit jusque dans le col de cette cellule. La partie centrale du prolongement apical qui parfois paraît plus vaste, renferme des grains de glycogène, quelques mitochondries et de nombreuses vésicules. Les empilements de saccules lamellaires sont plus ou moins désorganisés (Pl. XXXVIII, fig. a). Isolés ou regroupés en très petits nombres, ces saccules se situent dans la totalité du prolongement. Dans le corps cellulaire se rencontrent également des corps multivésiculaires (Pl. XXXIX, fig. c et e), des mitochondries avec des inclusions (Pl. XXXIX, fig. a et b) et parfois une structure "paracristalline" comparable à celle décrite dans l'oeil du stolon (Pl. XXXIX, fig. d).

3 - Cavité oculaire

Elle renferme toujours les prolongements apicaux des cellules pigmentaires et sensorielles. Quelques modifications ultrastructurales envisagées précédemment lors de l'étude des cellules rétiniennees peuvent toutefois intervenir (Pl. XXXVII).

4 - La cuticule

Elle est en tout point comparable à celle qui recouvre l'oeil de la souche soumis à une photopériode normale.

C - Les cellules à "grains" situées à la périphérie de l'oeil

C'est au niveau de l'oeil de Syllis maintenu à l'obscurité que nous avons observé pour la première fois des cellules renfermant de nombreuses vésicules à contenu dense aux électrons (Pl. XXXX , fig. b). Il convient pourtant de remarquer que ces cellules ne sont pas spécifiques de l'animal maintenu à l'obscurité et qu'elles ont été retrouvées chez la souche et chez le stolon soumis à une photopériode normale ; chez le stolon, elles semblent toutefois beaucoup moins abondantes. Dans tous les cas, ces éléments cellulaires sont situés à la périphérie de l'organe photorécepteur, entre la couche rétinienne et le cerveau ; les limites entre les trois zones ne sont cependant pas tranchées. Des vésicules analogues furent ainsi retrouvées dans le cerveau (Pl. XXXX , fig. a). Il est intéressant de noter que l'aspect des cellules dites à "grains" rappelle celui de cellules engagées dans l'élaboration de médiateurs chimiques. Une étude préliminaire réalisée avec la technique de FALCK et al. (1962) a permis de constater la présence à la périphérie de l'oeil de quelques éléments présentant la fluorescence jaune caractéristique de la 5-hydroxytryptamine. Etant donné la petite taille du matériel utilisé, de nombreux examens seront cependant nécessaires pour préciser la position exacte de ces éléments.

III - DISCUSSION

Chez Syllis, l'adaptation à l'obscurité entraîne une migration des granules pigmentaires vers le fond de la cupule qui apparaît donc largement ouverte du côté de la cuticule. Un tel changement dans l'ouverture de la cupule pigmentaire fut également signalé par FISCHER (1963) et par FISCHER et BRÖKELMANN (1965). Ces auteurs notent en effet une ouverture 13 fois plus grande de la zone pupillaire à l'obscurité qu'à la lumière. Ces variations sont supportées par la rétine mais les forces causant les mouvements rétinien sont encore inconnues. FISCHER et BRÖKELMANN réfutent l'intervention des fibres de soutien localisées dans les cellules de soutien des Nereidae. Chez Syllis, il est néanmoins possible de penser que les modifications pourraient provenir de la contraction des microtubules situés dans les prolongements apicaux des cellules pigmentaires. Il faut remarquer cependant que BÄHR (1972) suggère que la migration du pigment agit comme un mécanisme pupillaire.

Chez Syllis, le maintien de l'oeil à l'obscurité entraîne des modifications très variables de la structure fine ; il est toutefois possible qu'une privation de lumière de 5, 12, ou 21 jours soit trop courte pour qu'un changement important puisse intervenir. Chez une écrevisse (Procambarus clarkii) EGUCHI (1965) a observé, en effet, un désordre dans l'agencement des microvillosités rhabdomériques, ainsi qu'un accroissement de leur épaisseur, après un maintien à l'obscurité de trois mois. Une telle durée n'est cependant pas toujours nécessaire ; RÖHLICH et TAR (1968) mettent en évidence des modifications de la structure fine du photorécepteur après une privation de lumière d'une durée de : une, deux ou trois semaines chez Dugesia tigrina. La durée du maintien à l'obscurité ne semble donc pas être un facteur déterminant pour l'apparition de modifications ultrastructurales. Cette hypothèse paraît trouver une confirmation dans les études de KABUTA et al. (1968) entreprises sur divers Arthropodes. Ces auteurs ont maintenu à l'obscurité 312 générations de drosophiles et n'ont observé aucun changement ultrastructural. KABUTA et al. ont également étudié l'agencement des microvillosités rhabdomériques d'un Arthropode troglodyte et ils constatent que ces dernières sont disposées très régulièrement comme celles que possèdent les yeux composés d'Insectes. Ils remarquent néanmoins que, chez l'animal expérimental comme chez le témoin, la fixation osmiée, utilisée seule, entraîne des modifications au niveau des microvillosités. Ces dernières s'accroissent lorsque la durée de fixation ou la quantité de tétr oxyde d'osmium augmentent. Lors d'une étude de la différenciation des cônes et des bâtonnets en l'absence de lumière, EAKIN (1965) signala également une détérioration des membranes microvillositaires provoquée par le tétr oxyde d'osmium. RÖHLICH et TAR (1968) n'observent par contre une détérioration des microvillosités provoquée par le tétr oxyde d'osmium que chez l'animal placé à l'obscurité. Plus la période d'obscurité est longue, plus les artefacts de fixation sont nombreux. Les auteurs émettent donc l'hypothèse suivante. La détérioration des membranes des microvillosités, quoique produite par le tétr oxyde d'osmium, peut être considérée comme un artefact indiquant un changement dans la stabilité des membranes des microvillosités durant la privation de lumière.

Les résultats obtenus après un maintien à l'obscurité sont donc assez contradictoires. Actuellement, l'étude entreprise chez Syllis ne nous permet pas d'établir avec certitude des relations entre les variations de la structure fine et l'absence de lumière. Bien qu'en général la structure soit comparable à celle d'un oeil soumis à une photopériode normale, nous avons parfois constaté certaines modifications qui révèlent peut-être des variations individuelles

assez considérables. Nous nous proposons de poursuivre cette étude en augmentant la durée de l'expérimentation et en choisissant des modes de fixation variés.

DISCUSSION GENERALE

L'étude morphologique des yeux de la souche et du stolon de S. amica a été réalisée aux microscopes optique et électronique. Elle permet d'en préciser la localisation, la structure et les relations avec le système nerveux.

ORGANES PHOTORECEPTEURS DE LA SOUCHE

Les deux paires d'yeux sont situées sur la face dorsale du prostomium, de part et d'autre du cerveau. La position de la paire antérieure est plus latérale que celle de la paire postérieure, très dorsale ; l'oeil est cependant toujours séparé de la cuticule par quelques assises de cellules épidermiques.

L'oeil de la souche comprend trois parties.

La couche profonde, assez peu visible, est constituée par les corps cellulaires des cellules rétiniennes (sensorielles et pigmentaires).

La couche pigmentaire est facilement repérable grâce au regroupement de nombreux granules contenant un pigment rouge.

La troisième partie, la cavité oculaire, est localisée entre la couche pigmentaire et l'épiderme. Elle est dépourvue de noyaux mais remplie de fibres disposées plus ou moins en réseau.

L'examen au microscope électronique permet de préciser les structures des éléments cellulaires présents dans l'oeil et dans les régions voisines.

Les cellules pigmentaires se caractérisent par la présence de nombreux granules contenant un pigment. Ceux-ci se concentrent dans la moitié apicale du corps cellulaire et donnent ainsi naissance à la couche pigmentaire. Leur dimension est d'environ $0,5 \mu$. Les cellules pigmentaires sont bipolaires. Du péricaryon, contenant le noyau, émanent deux prolongements : l'un basal, se dirige vers la région nerveuse sous-jacente ; l'autre, apical, émet latéralement de petites microvillosités tandis qu'il se dichotomise dans sa partie distale. Le prolongement apical contient de très nombreux microtubules et contribue à la formation de la "lentille".

Les cellules sensorielles ou photoréceptrices sont situées entre les cellules pigmentaires et semblent être totalement dépourvues de pigment. Elles contiennent un grand nombre de vésicules, corps multivésiculaires et multilamellaires. Comme les cellules pigmentaires, les cellules sensorielles sont bipolaires. Le prolongement basal ou proximal se dirige vers les couches nerveuses plus profondes. La partie distale du péricaryon, rétrécie en un col étroit au niveau de la cupule pigmentaire, se continue ensuite dans la cavité oculaire par un prolongement apical. Celui-ci émet latéralement d'abondantes microvillosités dont certaines semblent donner naissance à des figures myéliniques et renferme les principaux attributs d'un segment photorécepteur. Parmi les mitochondries, des particules de glycogène et de nombreuses vésicules polymorphes, on peut remarquer une racine ciliaire qui se prolonge par un cil rudimentaire. Ce dernier, situé dans une des microvillosités apicales, comporte uniquement 9 doublets périphériques comme la plupart des formations ciliaires présentes dans des organes photorécepteurs (cf. bibl. in DHAINAUT-COURTOIS, 1970).

La cavité oculaire contient les segments apicaux des cellules rétinienne ; les prolongements des cellules sensorielles sont localisés à la périphérie de la cavité, dans la partie basale, tandis que ceux des cellules pigmentaires s'élèvent jusque dans la région supérieure et constituent la "lentille".

Il semble que l'organe visuel sensu stricto soit toujours séparé de la cuticule par des cellules épidermiques. Certains éléments cellulaires sont localisés immédiatement au-dessus de la cavité oculaire. Ils sont dépourvus de pigment mais leur aspect général rappelle à la fois celui des cellules pigmentaires et celui des cellules épidermiques ; leur signification est encore inconnue.

La cuticule située au-dessus de l'oeil n'est pas modifiée. Elle a la structure classique, décrite par BOILLY (1967), pour la cuticule recouvrant d'autres régions du corps de Syllis.

Cet ensemble de résultats permet donc de préciser l'infrastructure de l'oeil de la souche de Syllis.

Les cellules rétinienne sont toutes bipolaires et leurs segments distaux remplissent la cavité oculaire ; cette dernière est recouverte par l'épiderme.

Certains caractères morphologiques posent des problèmes dont certains ont déjà ^{été} envisagés antérieurement (cf. Discussion du chapitre I).

La comparaison avec les résultats obtenus par d'autres auteurs chez les Nereidae ne facilite pas l'interprétation de l'existence d'abondants microtubules dans les prolongements apicaux des cellules pigmentaires. Il est possible que ces organites puissent se contracter ou entrer en turgescence. Ils peuvent également intervenir dans des transports ou des échanges ioniques.

On se souvient également que ce sont les prolongements apicaux des cellules pigmentaires qui constituent la "lentille", visible à l'intérieur de la cavité oculaire. L'hypothèse avancée par MALAQUIN (cf. **Chapitre I**) de la présence d'un corps vitré et d'un cristallin, produit de sécrétion des cellules rétiniennes, ne peut donc être retenue. Parmi l'ensemble des Invertébrés, actuellement étudiés, ce sont les Nereidae qui possèdent la "lentille" la plus comparable à celle des Syllidae.

En ce qui concerne les cellules sensorielles, la signification des figures myéliniques observées parmi les microvillosités issues du segment distal a déjà été envisagée (cf. discussion du chapitre I). Sans rejeter l'hypothèse d'un artefact de fixation, il paraît possible également de penser à un simple phénomène de dégénérescence.

La présence d'une formation ciliaire dans l'organe visuel d'un animal appartenant à la lignée rhabdomérique définie par EAKIN (cf. Introduction) mérite d'être soulignée. Il convient toutefois d'insister sur le fait que le centriole se place dans la partie supérieure du prolongement ; le cil rudimentaire se logeant dans une des microvillosités. Dans la lignée ciliaire, le centriole se situe à la base du prolongement apical et la formation ciliaire s'étend dans la totalité de celui-ci.

Des exemples analogues à ceux de Syllis ont été décrits dans les organes photorécepteurs de Nereidae : Platynereis dumerilii (FISCHER et BRÖCKELMANN, 1966) et Nereis vexillosa (EAKIN, 1968), d'un Sipunculien (HERMANS et EAKIN, 1969), d'un Peripate (EAKIN et WESTFALL, 1965) et des Coccinelles (HOME, 1972).

Il est difficile, dans les conditions actuelles, de juger du rôle de cette formation dans la photoréception. Le faible développement du cil pourrait faire penser à une absence de photosensibilité ; c'est l'hypothèse adoptée par HERMANS et EAKIN (1969) pour une formation semblable, présente chez Phascolosoma agassizii. Cependant il convient de remarquer que, dans les deux cas, le cil, quoique rudimentaire, possède la structure typique (9 doublets périphériques uniquement) des cils photorécepteurs.

ORGANES PHOTORECEPTEURS DU STOLON PARVENU A MATURITE SEXUELLE (STADE 7)
COMPARAISON AVEC LES YEUX DE LA SOUCHE

Les principaux stades qui caractérisent le développement du stolon (WISSOCQ, 1970) ont été décrits dans le chapitre III. Au stade 7, le stolon parvenu à maturité sexuelle se détache.

Comme ceux de la souche, les yeux du stolon sont situés de part et d'autre du cerveau. Un accroissement important du volume oculaire entraîne toutefois une disposition très dorsale de l'oeil postérieur ; ce dernier recouvre fortement l'oeil antérieur. L'augmentation du volume oculaire permet de mieux distinguer, au microscope optique, les trois couches fondamentales de l'organe visuel.

Dans la couche rétinienne, il est possible d'observer deux rangées concentriques de noyaux allongés appartenant respectivement aux cellules sensorielles et pigmentaires.

L'épaisseur de la couche pigmentaire demeure inchangée ; sa circonférence s'est, par contre, fortement accrue.

Corrélativement, la cavité oculaire, toujours dépourvue de noyaux, s'agrandit. Deux parties sont visibles : l'une, située dans la région périphérique, est formée par la juxtaposition de formations cylindriques (ce sont les prolongements apicaux des cellules sensorielles révélés par la microscopie électronique) ; l'autre, plus centrale, est composée de filaments fins correspondant aux prolongements apicaux des cellules pigmentaires.

La cavité oculaire paraît être en relation directe avec la cuticule qui s'épaissit et s'invagine à ce niveau.

Observées au microscope électronique, les cellules rétiniennes du stolon et de la souche ont une morphologie très voisine. Il convient cependant de noter l'existence, dans la cellule sensorielle du stolon, de formations appelées "paracristallines" par analogie avec des figures décrites par BASSOT (1966). Ces formations, ovales ou arrondies, sont en relation étroite avec l'ergastoplasme qui, à leur niveau, perd ses ribosomes et forme des lignes courbes dont l'ensemble constitue un motif géométrique. La période des courbes est comprise entre 1000 et 1300 Å. L'amplitude varie, selon les formations, de 550 à 850 Å.

Les structures de la cavité oculaire et surtout de la cuticule de l'oeil du stolon sont assez différentes de celles de l'oeil de la souche. La cavité oculaire renferme toujours les prolongements apicaux des cellules rétiniennes mais, parmi ceux-ci, peuvent être observés des espaces remplis d'un matériel

finement granulaire. La cavité oculaire est, de plus, au contact de la cuticule. Celle-ci s'est épaissie en s'invaginant et sa morphologie s'est profondément modifiée.

L'oeil du stolon se différencie donc de l'oeil de la souche essentiellement par sa position par rapport à la cuticule, par sa taille, par la présence d'un matériel finement granulaire dans la cavité oculaire et de formations "paracristallines" dans les cellules sensorielles.

L'interprétation du contact direct entre cavité oculaire et cuticule est actuellement impossible. On ne peut conclure si celui-ci est un simple résultat de la néoformation qui entraîne peut-être des modifications par rapport à l'oeil de la souche ou s'il présente une signification physiologique. Il en est de même pour l'énorme accroissement du volume de l'organe photorécepteur du stolon. Il est toutefois tentant d'opérer un rapprochement avec les Nereidae puisque, dans les deux cas, l'augmentation de taille est corrélative de la maturation génitale. Rappelons que selon PRUGFELDER (1932) et FISCHER (1963) l'hypertrophie oculaire des Nereis épitoques est provoquée par une augmentation du volume des prolongements apicaux des cellules rétiniennes. Un accroissement du nombre des cellules pour l'organe néoformé de Syllis est également possible.

La signification de la présence de formations "paracristallines" dans les cellules sensorielles de l'oeil du stolon a déjà été longuement discuté (chapitre II).

La théorie de BASSOT (1966) relative à l'intervention de telles formations dans des phénomènes de bioluminescence est certainement très séduisante. Il est malheureusement impossible actuellement de savoir si une comparaison entre les photocytes des Polynoïnae et les cellules photoréceptrices du stolon des Syllidae peut être tentée. On ne peut oublier également que les formations "paracristallines" ont, depuis les travaux de BASSOT, qui fut le premier à en découvrir la structure, été décrites non seulement dans beaucoup de cellules photosensibles mais aussi dans un certain nombre d'autres éléments cellulaires, dans des cellules en croissance exacerbée en particulier.

DEVELOPPEMENT DE L'OEIL DU STOLON - CAS DE POLYCEPHALIE ET DE REGENERATION -
RELATIONS AVEC LE SYSTEME NERVEUX

L'étude au microscope électronique du développement de l'oeil sur le stolon permet de repérer quelques périodes importantes qui s'échelonnent durant les 7 stades définis précédemment (chapitre II).

En début de stade 3, des cellules non encore différenciées mais pourvues de centrioles s'ordonnent autour d'une cavité sous-cuticulaire dans laquelle elles déversent le contenu de leurs vacuoles ; la nature de la sécrétion est peut-être, au moins partiellement, glucidique.

Au stade 3, les cellules pigmentaires se caractérisent par la présence de quelques granules pigmentaires et de microvillosités. Les différentes hypothèses relatives à l'origine du pigment ont été envisagées antérieurement (chapitre III).

C'est surtout durant le stade 4 que se différencie la cellule pigmentaire. Le prolongement apical apparaît ; il poursuivra son développement jusqu'au stade 6. L'accumulation des pigments dans la moitié distale du corps cellulaire contribue à la formation de la couche pigmentaire. A ce stade, l'oeil est visible à la loupe binoculaire.

Au stade 5, l'oeil s'organise. Le prolongement apical de la cellule sensorielle s'est développé. La cavité sous-cuticulaire remplie par les prolongements apicaux des cellules rétinienne, s'est transformée en cavité oculaire. La cuticule commence à se modifier.

Le développement de l'oeil est pratiquement achevé au stade 6. L'augmentation de taille se poursuivra toutefois jusqu'au stade 7. Des formations "paracristallines" sont visibles dans les cellules sensorielles.

Si l'étude de la différenciation des diverses parties de l'oeil n'est possible qu'au microscope électronique, il n'en reste pas moins vrai que l'ensemble du phénomène, de même que les relations de l'organe avec le système nerveux, sont plus accessibles en microscopie optique. Le développement de l'oeil a été étudié dans des cas de polycéphalie, de régénération et de stolonisation.

Plusieurs points méritent d'être rappelés.

Déjà observés par DURCHON (1952, 1959) lors des stolonisations expérimentales, les phénomènes de polycéphalie interviennent aussi bien sur des segments sétigères de la souche que sur ceux du stolon. Les têtes apparaissent souvent d'une manière synchrone mais il arrive que certaines se forment lorsque les premières ont presque terminé leur évolution. Chaque segment céphalique ainsi formé, possède, comme le segment céphalique du stolon, 2 paires d'yeux volumineux, situés de part et d'autre du cerveau et comparables à ceux d'une tête de stolon normal. Dans certains cas, des demi-têtes existent indifféremment à droite ou à gauche de l'individu. Elles ne renferment que 2 yeux et 1 demi-cerveau localisés d'un seul côté de l'animal.

Il convient enfin de faire remarquer que le volume des yeux d'une tête, de type souche, régénérée, est fonction des conditions sexuelles. Après section en deux tronçons, la sexualisation est déclenchée ; le volume des yeux de la tête régénérée est alors semblable à celui des yeux d'une tête de stolon. Par contre, dans le cas d'une régénération céphalique survenant en l'absence d'une sexualisation (section de la tête de la souche) on n'enregistre pas d'hypertrophie oculaire.

Les processus intervenant dans l'édification des yeux développés sur le stolon ou lors des phénomènes de polycéphalie ou de régénération semblent analogues

Les yeux se différencient latéro-dorsalement, à l'étranglement existant entre deux métamères ; à ce niveau, les cellules épidermiques sont plus hautes, mieux ordonnées, et pourvues d'un beau nucléole. Rapidement, au début du stade 3, un massif cellulaire s'édifie sous la cuticule ; des figures de division mitotique y sont visibles. Une cavité sous-cuticulaire, future cavité oculaire, apparaît bientôt et s'agrandit jusqu'au stade 7 tandis que se différencient les cellules rétiniennes. Les résultats de l'étude réalisée au microscope électronique ont déjà été rapportés. On se souvient que les cellules pigmentaires se développent plus tôt que les cellules sensorielles.

Les relations existant entre l'organe sensoriel, le nerf optique, le plexus sous-épidermique, le cerveau néoformé et la chaîne nerveuse sont particulièrement frappantes après imprégnation selon MAILLET (1968).

ORGANES PHOTORECEPTEURS D'INDIVIDUS MAINTENUS A L'OBSCURITE

L'étude a été réalisée en microscopie optique pour les yeux de la souche et du stolon. Elle a été complétée par un examen au microscope électronique de l'oeil de la souche.

Le maintien des animaux à l'obscurité durant 5 jours, avec fixation en l'absence de lumière, entraîne une migration du pigment vers le fond de la cupule ; celle-ci apparaît donc largement ouverte du côté de la cuticule. Il n'existe toutefois aucune variation importante dans l'agencement des diverses couches.

Le maintien à l'obscurité pendant 5, 12 et 21 jours, ne semble guère modifier l'infrastructure de la cellule pigmentaire. Aucun granule pigmentaire ne présente de signes de dégénérescence. Dans un cas, les prolongements apicaux avaient toutefois presque complètement disparu.

Les modifications survenant sur la cellule sensorielle sont très variables et semblent dépendre davantage de variations individuelles que de la durée de l'expérimentation. La cellule est souvent peu modifiée mais il arrive que les microvillosités portées par le prolongement apical s'altèrent et soient remplacées par quelques vésicules ; l'adaptation à l'obscurité n'entraîne pas de disparition ni même de régression des formations ciliaires.



Ces observations réalisées sur Syllis expliquent sans doute la contradiction apparente qui existe entre les résultats obtenus par d'autres auteurs sur diverses espèces et que nous avons rappelés antérieurement (chapitre IV). Les auteurs qui ont observé des modifications pensent que le maintien à l'obscurité pourrait rendre les systèmes membranaires plus sensibles à l'agent fixateur. Il conviendra de poursuivre cette étude en augmentant la durée de l'expérimentation et en choisissant des modes de fixation variés.

Comme pour les Nereidae, il est actuellement impossible de conclure si l'ouverture de la zone pupillaire est provoquée par la migration du pigment ou par l'action des microtubules présents dans les cellules pigmentaires.

C'est au niveau de l'oeil de Syllis maintenu à l'obscurité qu'ont été observées pour la première fois des cellules renfermant de nombreuses vésicules à contenu dense aux électrons. Ces éléments cellulaires ne sont pas spécifiques de l'animal conservé à l'obscurité puisqu'ils ont depuis été retrouvés chez la souche et le stolon. On peut toutefois se demander si l'abondance des vésicules chez le Ver en expérimentation n'expliquerait pas que les cellules y aient été repérées en premier lieu ; celles-ci seraient, de toute manière, moins abondantes chez le stolon.

Il convient de rappeler que ces éléments cellulaires sont localisés sur presque toute la périphérie de l'oeil, immédiatement sous la couche rétinienne. Ils constituent peut-être la couche ganglionnaire décrite en microscopie optique par MALAQUIN (1893). L'aspect de ces cellules est celui de neurones engagés dans l'élaboration de médiateurs chimiques. Les résultats de la technique de FALCK et al. (1962) laissent d'ailleurs envisager la présence, à ce niveau, de 5-hydroxytryptamine.

CONCLUSION GENERALE

Les observations réalisées aux microscopes optique et électronique chez Syllis amica, révèlent une grande analogie dans les structures fondamentales des yeux de souche et de stolon.

Les cellules pigmentaires et sensorielles sont bipolaires et leurs segments distaux remplissent la cavité oculaire ; leur morphologie paraît assez peu sensible aux variations d'intensité lumineuse.

Il semble intéressant de rappeler que la "lentille" n'est pas un corps réfringent, résultat d'une sécrétion, mais qu'elle est constituée par l'ensemble des prolongements apicaux des cellules pigmentaires.

La présence d'une formation ciliaire à l'apex des segments photosensibles n'empêche pas les yeux de la souche et du stolon d'appartenir indiscutablement au type rhabdomérique défini par EAKIN. Ceci mérite d'être souligné car, dans certains cas, les organes photorécepteurs apparus secondairement peuvent être très différents de ceux qui se sont édifiés chez la larve. Chez Armandia brevis (HERMANS, 1969), par exemple, l'ocelle prostomial est de type rhabdomérique tandis que l'ocelle segmentaire appartient au type ciliaire.

Chez Syllis, la néoformation n'entraîne pas de modifications notables ; il semble donc possible d'émettre l'hypothèse que le développement de l'oeil de la larve s'effectue selon des processus assez analogues à ceux qui ont été décrits pour l'oeil du stolon. Nous insisterons néanmoins sur le fait que, chez le stolon, ce sont des cellules épidermiques déjà complètement différenciées qui, par divisions mitotiques, vont donner un massif cellulaire, ébauche du futur organe. Ceci pose le problème important de l'induction et l'on peut se demander quels sont les impératifs qui dirigent cette "métamorphose" cellulaire. Il est certain que les nerfs épidermiques sont toujours présents et qu'ils sont en relation avec la chaîne nerveuse. Certaines préparations de microscopie optique laissent envisager que cette chaîne ganglionnaire intervient directement dans l'édification du nouveau cerveau.

Il convient enfin de rapprocher l'hypertrophie oculaire des stolons de celle qui survient au moment de l'épitoque chez les Nereidae. D'autre part, dans les deux cas, cet accroissement de taille est corrélatif de la sexualisation et consécutif à une levée d'inhibition de nature endocrine.

Nous nous proposons donc de poursuivre notre travail en étudiant, par les voies morphologique et expérimentale, l'influence du système nerveux et du facteur endocrine sur la différenciation des organes photorécepteurs des Syllidae. Notre attention se portera également sur les cellules de type ganglionnaire, situées entre l'oeil et le cerveau, et dont il serait intéressant de connaître la signification.

BIBLIOGRAPHIE

- ABELOOS (M.), 1950 - Régénération et stolonisation chez l'Annélide Syllis prolifera Krohn. C.R. Acad. Sci. 230, 1899-1900.
- ANDREWS, 1891 - On the eyes of Polychaeta. Zoolog. Anzeiger 31 août 1891.
- ARNOLD (J.M.), 1966a - Squid lens development in compounds that affect microtubules. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole 131, 383.
- ARNOLD (J.M.), 1966b - On the occurrence of microtubules in the developing lens of the squid Loligo pealii. J. Ultrastructure Res., 14, 534-539.
- ARNOLD (J.M.), 1967 - Fine structure of the development of the lens cephalopod. J. Ultrastructure Res., 17, 527-543.
- AUBER (J.), 1964 - Mode de formation des myofibrilles dans les muscles de vol de diptères. Third European Regional Conference on Electron Microscopy (Prague) Vol. B : 75.
- BÄHR (R.), 1971 - Die Ultrastruktur der Photorezeptoren von Lithobius forficatus L. (Chilopoda : Lithobiidae). Z. Zellforsch., 116, 70-93.
- BÄHR (R.), 1972 - Licht- und dunkeladaptive Änderungen der Sehzellen von Lithobius forficatus L. (Chilopoda : Lithobiidae). Cytobiologie, 6, 214-233.
- BARBER (V.C.), EVANS (E.M.) et LAND (M.F.), 1967 - The fine structure of the eye of the mollusc Pecten maximus. Z. Zellforsch., 76, 295-312.
- BASSOT (J.M.), 1966 - Une forme microtubulaire et paracristalline de réticulum endoplasmique dans les photocytes des Annélides Polynoïnae. J. Cell. Biol., 31, 135-158.
- BOCQUET (M.), 1971 - Contribution à l'étude infrastructurale de l'organe photorécepteur des Syllidae (Annélides Polychètes). D.E.A., Lille, 1-25.
- BOCQUET (M.) et DHAINAUT-COURTOIS (N.), 1972 - L'infrastructure de l'organe photorécepteur des Syllidae (Annélides Polychètes). C.R. Acad. Sci. 274 D, 1689-1692.

- 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.
- BURTT (E.T.) et CATTON (W.T.), 1964 - Potential changes in the eye and optic lobe of certain insects during light and dark adaptation. J. Ins. Physiol. London, 10, 865-866.
- BYERS (B.) et PORTER (K.R.), 1964 - Oriented microtubules in elongating cells of the developing lens rudiment after induction. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash., 52, 1091-1099.
- CHAIGNEAU (J.), 1971 - L'organe de Bellonci du crustacé Isopode Sphaeroma serratum (Fabricius). Ultrastructure et signification. Z. Zellforsch., 112; 166-187.
- CLARK (A.W.), 1965 - in BASSOT, 1966
- CLARK (A.W.), 1967 - The fine structure of the eye of the leech, Helobdella stagnalis. J. Cell. Sci., 2, 341-348.
- CLONEY (R.A.), 1966 - Cytoplasmic filaments and cell movements : epidermal cells during ascidian metamorphosis. J. Ultrastructure Res., 14; 300-328.
- 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.
- DHAINAUT-COURTOIS (N.), 1968 - 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.
- DHAINAUT-COURTOIS (N.), 1970 - Contribution à l'étude morphologique des processus sécrétoires dans le système nerveux central et au niveau de la glande infracérébrale des Nereidae (Annélides Polychètes). Thèse de Doctorat Sci. Nat., Lille, 1-191.

- DHAINAUT-COURTOIS (N.) et BOCQUET (M.), 1972 - Néof ormation d'un organe photorécepteur appartenant à la lignée rhabdomérique. Différenciation des cellules rétiniennes et de cellules de type monoaminergique. J. Microscopie, 14, 37 a.
- DORSETT (D.A.) et HYDE (R.), 1968 - The fine structure of the lens and photoreceptors of Nereis virereis. Z. Zellforsch., 85, 243-255.
- DURCHON (M.), 1950 - Maturation génitale précoce, stolonisation et polycéphalie par suppression de la région antérieure chez un Syllidien. C. R. Acad. Sci., 230, 2236-2237.
- 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.
- DURCHON (M.), 1959 - Contribution à l'étude de la stolonisation chez les Syllidiens (Annélides Polychètes). I. Syllinae. Bull. Biol. France et Belgique, 93, 155-219.
- D'UVA (V.), 1968 - A particular array of cytomembranes in hypothalamic neurosecretory cells of lizard. Fourth European Regional Conference on Electron Microscopy (Rome), 245-246.
- 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 : Mac Graw-Hill.
- EAKIN (R.M.), 1965a - Evolution of photoreceptors. Cold spring Harbor Symp. Quant. Biol., 30, 363-370.
- EAKIN (R.M.), 1965b - Differentiation of rods and cones in total darkness. J. Cell. Biol., 25, 162-165.

- EAKIN (R.M.), 1968 - Evolution of photoreceptors. in : Evolutionary Biology, 2, New-York : Appleton-Century-Crofts.
- EAKIN (R.M.), 1972 - Structure of invertebrate photoreceptors. Hb. Sensory Physiology, VII/1 (Photochemistry of Vision). Ed. H.J.A. DARTNALL.
- EAKIN (R.M.) et BRANDENBURGER (J.L.), 1967 - Differentiation in the eye of a pulmonate snail Helix aspersa. J. Ultrastructure Res., 18, 391-421.
- EAKIN (R.M.) et KUDA (A.), 1971 - Ultrastructure of sensory receptors in ascidian tadpoles. Z. Zellforsch., 112, 287-312.
- EAKIN (R.M.) et WESTFALL (J.A.), 1964 - Further observations on the fine structure of some invertebrate eyes. Z. Zellforsch., 62, 310-332.
- EAKIN (R.M.) et WESTFALL (J.A.), 1965 - Fine structure of the eye of Peripatus (Onychophora). Z. Zellforsch., 68, 278-300.
- EAKIN (R.M.), WESTFALL (J.A.) et DENNIS (M.J.), 1967 - Fine structure of the eye of a nudibranch mollusc, Hermisenda crassicornis. J. Cell Sci., 2, 349-358.
- EGUCHI (E.), 1965 - Rhabdom structure and receptor potentials in single crayfish retinular cells. J. Cell. Comp. Physiol., 66, 411-430.
- EGUCHI (E.) et WATERMAN (T.H.), 1967 - Changes in retinal fine structure induced in the crab Libinia by light and dark adaptation. Z. Zellforsch., 79, 209-229.
- ESAU (K.) et GILL (R.H.), 1971 - Aggregation of endoplasmic reticulum and its relation to the nucleus in a differentiating sieve element. J. Ultrastructure Res., 34, 144-158.
- FAIN-MAUREL (M.A.) et CASSIER (P.), 1972 - Sur une nouvelle modalité de l'agencement en "cotte de mailles" du réticulum endoplasmique. J. Microscopie, 14 (1), 121-124.
- FALCK (B.), HILLARP (N.Å.), THIEME (G.) et TORP (A.), 1962 - Fluorescence of catecholamines and related compounds condensed with formaldehyde. J. Histochem. Cytochem., 10, 348-354.

- FISCHER (A.), 1963 - Über den Bau und die hell-dunkel-Adaptation der Augen des Polychäten Platynereis dumerilii. Z. Zellforsch., 61, 338-353.
- FISCHER (A.), 1964 - Über Adaptation in den Augen von Platynereis dumerilii. Zool. Anz. Supp. 27, 207-208.
- FISCHER (A.) et BRÖKELMANN (J.), 1965 - Morphology and structural changes of the eye of Platynereis dumerilii (Polychaeta). in : The structure of the eye. II. Symposium (ROHEN, J.W., Ed) Stuttgart : F.K. Schattauer Verlag.
- FISCHER (A.) et BRÖKELMANN (J.), 1966 - Das Auge von Platynereis dumerilii (Polychaeta) sein Feinbau im ontogenetischen und adaptiven Wandel. Z. Zellforsch., 71, 217-244.
- FOLLIOT (R.) et MAILLET (P.L.), 1965 - Sur un aspect fonctionnel du réticulum endoplasmique au cours de la spermatogenèse de Dysdercus fasciatus Sign (Hemiptera Pyrrhocoridae). C.R. Soc. Biol., 159, 283-285.
- FRANKE (W.W.) et SCHEER (U.), 1971 - Some structural differentiations in the Helacell : heavy bodies, annulate lamellae, and cote de maillet endoplasmic reticulum. Cytobiologie, 4, 317.
- GREEF, 1875 - Über die Augen, insbesondere die Retina der Alciopiden. Sitz. der Ges. zur Beforderung. d. g. Naturw. Marburg, 10.
- HANSEN (K.), 1962 - Elektronenmikroskopische Untersuchung der Hirudineen Augen. Zool. Beitr. N.F., 7, 83-128.
- HERMANS (C.O.), 1969 - Fine structure of the segmental ocelli of Armandia brevis (Polychaeta : Opheliidae). Z. Zellforsch., 96, 361-371.
- HERMANS (C.O.) et CLONEY (R.A.), 1966 - Fine structure of the prostomial eyes of Armandia brevis (Polychaeta : Opheliidae). Z. Zellforsch., 72, 583-596.
- HERMANS (C.O.) et EAKIN (R.M.), 1969 - Fine structure of the cerebral ocelli of a sipunculid, Phascolosoma agassizii. Z. Zellforsch., 100, 325-339.
- HESSE (R.), 1899 - Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. V. Die Augen polychäter Anneliden. Z. Wiss. Zool., 65, 446-516.

- HOME (E.M.), 1972 - Centrioles and associated structures in the retinula cells of insect eyes. *Tissue et Cell*, 4 (2), 227-234.
- HOURDRY (J.), 1969 - Remaniements ultrastructuraux de l'épithélium intestinal chez la larve d'un amphibien anoure en métamorphose, *Alytes obstetricans* Laur. I. Phénomènes histolytiques. *Z. Zellforsch. mikr. Anat.*, 101, 527-554.
- JUNG (D.), 1963 - Bau und Feinstruktur der Augen auf dem vorderen und hinteren Saugnapf des Fischegels *Piscicola geometra* L. *Zool. Beitr. N.F*, 9, 121-172.
- KABUTA (H.), TOMINAGA (Y.) et KUWABARA (M.), 1968 - The rhabdomeric microvilli of several arthropod compound eyes kept in darkness. *Z. Zellforsch.*, 85, 78-88.
- KERNEIS (A.), 1966 - Photorécepteurs du panache de *Dasychone bombyx* (Dalyell) Annélides Polychètes. Morphologie et ultrastructure. *C.R. Acad. Sci. (Paris)*, 263 D, 653-656.
- KERNEIS (A.), 1968a - Ultrastructure de photorécepteurs de *Dasychone* (Annélide Polychète *Sabellidae*). *J. Microscopie*, 7, 40 a.
- KERNEIS (A.), 1968b - Nouvelles données histochimiques et ultrastructurales sur les photorécepteurs "branchiaux" de *Dasychone bombyx* Dalyell (Annélide Polychète). *Z. Zellforsch.*, 86, 280-292.
- KERNEIS (A.), 1971 - Etudes histologiques et ultrastructurales des organes photorécepteurs du panache de *Potamilla reniformis* (O.F. Müller), Annélide Polychète). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 273 D, 372-375.
- KRASNE (F.B.) et LAWRENCE (P.A.), 1966 - Structure of the photoreceptors in the compound eyespots of *Branchiomma vesiculosum*. *J. Cell Sci.*, 1, 239-248.
- MAILLET (M.), 1968 - Etude critique des fixations au tétr oxyde d'osmium-iodure. Extrait du "Bull. Ass. Anat." 53° congrès (Tours), 233-394.
- MALAUQUIN (A.), 1893 - Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, anatomie, reproduction, développement. *Mém. Soc. Sc. Agr. Arts, Lille*, 4° série, 18, 1-477.

- 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.
- MANARANCHE (R.), 1971 - Ultrastructure de cellules d'allure photoréceptrice dans le ganglion cérébroïde de Glycera convoluta (Annélide Polychète). J. Microscopie, 3, 433-440.
- MEYER (E.), 1882 - Zur Anatomie und Histologie von Polyophtalmus pictus Clap. Arch. mikr. Anat., 21, 796-825.
- MOYER (F.H.), 1963 - Genetic effects on melanosome fine structure and ontogeny in normal and malignant cells. Ann. N.Y. Acad. Sci., 100, 584-606.
- O'BRIEN (T.P.) et THIMANN (K.V.), 1966 - Intracellular fibres in oat coleoptile cells and their possible significance in cytoplasmic streaming. Proc. Nat. Acad. Sci., 56, 884-894.
- OVERTON (J.), 1966 - Microtubules and microfibrils in morphogenesis of the scale cells of Ephestia kuhniella. J. Cell Biol., 29, 293-305.
- PERRY (M.M.), 1968 - Further studies on the development of the eye of Drosophila melanogaster. I. The ommatidia. J. Morph., 124 (2), 227-248.
- PFLUGFELDER (O.), 1932 - Über den feineren Bau der Augen freilebender Polychäten. Z. wiss. Zool., 142, 540-586.
- PORTER (K.R.) et TILNEY (L.B.), 1965 - Microtubules and intracellular motility. Science, 150, 382.
- POST (C.T.) et GOLDSMITH (T.H.), 1965 - Pigment migration and light adaptation in the eye of the moth, Galleria mellonella. Biol. Bull., 128, 473-487.
- QUATREFAGES (A.), 1850 - Etudes sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Mémoire sur la famille des Polyophtalmiens (Polyophtalmea nob.). Ann. Sci. nat. Série III, 13, 1-24.
- REYNOLDS (F.S.), 1963 - The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol., 17, 208-212.

- RÖHLICH (P.) et TAR (E.), 1968 - The effect of prolonged light deprivation on the fine structure of Planarian photoreceptors. Z. Zellforsch., 90, 507-518.
- RÖHLICH (P.) et TÖRÖK (L.J.), 1964 - Elektronenmikroskopische Beobachtungen an den Sehzellen des Blutegels Hirudo medicinalis L. Z. Zellforsch., 63, 618-635.
- RÖHLICH (P.), TAR (E.) et TÖRÖK (L.J.), 1966 - The effect of prolonged darkness on the maintenance and development photoreceptors. Acta. Biol. Acad. Sci. Hung., 17, suppl. 403.
- RÖHLICH (P.), AROS (B.) et VIRÁGH (Sz.), 1970 - Fine structure of photoreceptor cells in the earthworm, Lumbricus terrestris. Z. Zellforsch., 104, 345-357.
- SHOUP (J.R.), 1966 - The development of pigment granules in the eyes of wild type and mutant Drosophila melanogaster L. J. Cell. Biol., 29, 223-249.
- SPITZNAS (M.), 1971 - Morphogenesis and nature of the pigment granules in the adult human retinal pigment epithelium. Z. Zellforsch., 122, 378-388.
- VERNET (G.), 1972 - Ultrastructure des photorécepteurs de Lineus ruber (O.F. Müller) (Hétéronémertes Lineidae). II. Morphogénèse des granules pigmentaires de la cupule pigmentaire de l'oeil en régénération. Z. Zellforsch., 134, 245-254.
- WHITE (R.H.), 1967 - The effect of light and light deprivation upon the ultrastructure of the larval mosquito eye. II. The rhabdom. J. exp. Zool., 166, 405-425.
- WISSOCQ (J.C.), 1970 - Evolution de la musculature longitudinale dorsale et ventrale au cours de la stolonisation de Syllis amica Quatr. (Annélide Polychète). II. La dédifférenciation. J. Microscopie, 9 (8), 1049-1074.
- YAMOMOTO (T.), EBE (T.) et KOBAYASHI (S.), 1969 - Intramitochondrial inclusions in various cells of snake (Elaphae quadrivirgata). Z. Zellforsch., 99, 252-262.
- YANASE (T.), FUGIMOTO (K.) et NISHIMURA (T.), 1964 - The fine structure of the dorsal ocellus of the leech, Hirudo medicinalis. Mém. Osaka Gakugei Univ., B, 13, 117-119.