

50376
1975
205

50376
1975
205

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES

Mention Biologie Animale

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE L'INFLUENCE DES GANGLIONS CEREBROÏDES
SUR L'APPAREIL GENITAL FEMELLE ET ETUDE ULTRASTRUCTURALE DES
CELLULES NEUROSECRETICES DES GANGLIONS CEREBROÏDES
DES VERS NORMAUX EN PERIODE DE PONTE ET DES VERS MIS AU JEÛNE,
CHEZ Eisenia foetida Sav. (Oligochète Lombricidé).



Pedro FERRER DE MORAIS

Présenté le 17 septembre 1975
devant la Commission d'Examen

Jury d'Examen M. DURCHON, Professeur

Président

Mme HERLANT-MEEWIS, Professeur à
l'Université Libre de Bruxelles

Examineurs

Mme DHAINAUT-COURTOIS, Maître-Assistante

M. DHAINAUT, Maître de Conférences



D 030 172598 8

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS

INTRODUCTION p. 1

PREMIERE PARTIE

INFLUENCE DES GANGLIONS CEREBROÏDES SUR L'APPAREIL GENITAL FEMELLE

CHAPITRE I

Etude expérimentale de l'influence du cerveau et du jeûne sur l'appareil génital femelle

1 - Rappel de l'anatomie et de l'histologie du cerveau d' <u>Eisenia foetida</u>	p. 4
2 - Le cerveau chez les Annélides et son rapport avec la reproduction	p. 5
Historique	p. 5
Rôle du cerveau	p. 7
3 - L'influence du jeûne	p. 9
4 - Matériel	p. 10
5 - Techniques et Histologie	p. 11
6 - Contrôle histologique	p. 12
A - Anatomie de l'appareil génital femelle	p. 12
B - Observation de l'appareil génital femelle des vers sans cerveaux mis au jeûne (Série A)	p. 14
C - Conclusion	p. 17
D - Observation de l'appareil génital des vers avec cerveau mis au jeûne (Série B)	p. 17
E - Examen des ganglions cérébroïdes chez les vers soumis au jeûne	p. 19
F - Conclusion	p. 20

CHAPITRE II

Rapport entre la régénération du cerveau et la reproduction	p. 22
1 - Contrôle histologique	p. 22
2 - Conclusion	p. 24
RESUME ET CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE	p. 25

DEUXIEME PARTIE

ETUDE ULTRASTRUCTURALE DES ELEMENTS CELLULAIRES DES GANGLIONS CEREBROÏDES
DES VERS NORMAUX EN PERIODE DE PONTE ET DES VERS MIS AU JEÛNE PENDANT NEUF
ET DOUZE SEMAINES

CHAPITRE I

Le cerveau des vers normaux en période de ponte	p. 33
1 - Introduction	p. 33
2 - Rappel des travaux antérieurs	p. 34
3 - Technique	p. 35
4 - Contrôle histologique	p. 36
5 - Conclusion	p. 40

CHAPITRE II

Le cerveau des vers mis au jeûne pendant neuf et douze semaines	p. 41
- Contrôle histologique	p. 41
Neuropile	p. 43
RESUME ET CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE	p. 45
CONCLUSION GENERALE	p. 50

Ce travail est dédié à la mémoire de mon père.

AVANT-PROPOS

Je voudrais, avant de commencer l'exposé de ce travail, adresser mes plus sincères remerciements à Madame HERLANT-MEEWIS, Professeur à l'Université Libre de Bruxelles et à Monsieur le Professeur DURCHON, Directeur du Laboratoire de Biologie Animale de l'Université de Lille.

Madame HERLANT-MEEWIS m'a initié à la recherche et je lui dois la réalisation de la partie optique de ce mémoire.

Monsieur DURCHON m'a accueilli dans son laboratoire et je lui exprime ma sincère gratitude pour la compréhension dont il a fait preuve pour guider mes recherches.

Les suggestions et les critiques de Mme DHAINAUT, Maître-Assistante, m'ont aidé dans l'interprétation des images électroniques. Je lui en suis très reconnaissant.

Je ne saurais oublier les membres du personnel technique dont le concours a permis d'alléger ma tâche : Mme BONET, M. DEREMAUX, M. MONTAGNE, Melle SOOTS (Lille) ; M. POEULS, Mme VERRIEST (Bruxelles).

Je remercie également tout spécialement M. LAZARECKI et Mme AUGER pour les travaux photographiques.

Que ma femme et ma mère trouvent dans ce travail le témoignage de ma très profonde gratitude.

INTRODUCTION

Eisenia foetida Sav. est un Oligochète de la sous-famille Eiseninae, famille Lumbricidae.

Hermaphrodite comme tous les Oligochètes, cette espèce contribue avec les autres Lombriciens aux modifications physico-chimiques importantes que subissent les sols.

Ce rôle dans la pédogenèse a été déjà remarqué par DARWIN :
"Toute la terre végétale qui couvre comme un manteau la surface du sol, a passé mainte et mainte fois par leur corps." D'autre part, les vers augmentent beaucoup la quantité de matières organiques dans le sol par le nombre étonnant de feuilles à demi-décomposées qu'ils traînent dans leurs galeries jusqu'à une profondeur de deux à trois pouces."

AVEL (1959), à son tour, insiste aussi sur l'intérêt agronomique des Oligochètes terricoles, surtout les vers de terre. Il remarque leur intervention pour la formation de l'humus, l'aération, le drainage, le pouvoir de rétention de l'eau et des substances utiles. AVEL continue : "ils concentrent dans leurs déjections de nombreux ions nécessaires à la croissance des végétaux. Ils déposent chaque année à la surface des terres une masse de déjections qui équivaut à une forte fumure."

PREMIERE PARTIE

Influence des ganglions cérébroïdes

sur l'appareil génital femelle

CHAPITRE I

Etude expérimentale de l'influence du cerveau et du jeûne sur l'appareil génital femelle

1 - RAPPEL DE L'ANATOMIE ET DE L'HISTOLOGIE DU CERVEAU D'EISENIA FOETIDA.

Le cerveau d'Eisenia foetida se trouve entre le deuxième et le troisième segment (Figure 1). Il renferme un neuropile central entouré par des neurones banaux et des cellules neurosécrétrices (Pl. 1, Fig. C). La névroglie est représentée par des petites cellules et fibres qui entourent les neurones et pénètrent dans le neuropile.

L'organe est entouré d'une gaine conjonctive, le neurileme, renfermant des fibres musculaires, des fibres conjonctives et d'un réseau très important de capillaires sanguins qui s'introduisent profondément dans son sein et qui sont originaires du vaisseau ventral (SEMAL VAN GANSEN, 1957/1958).

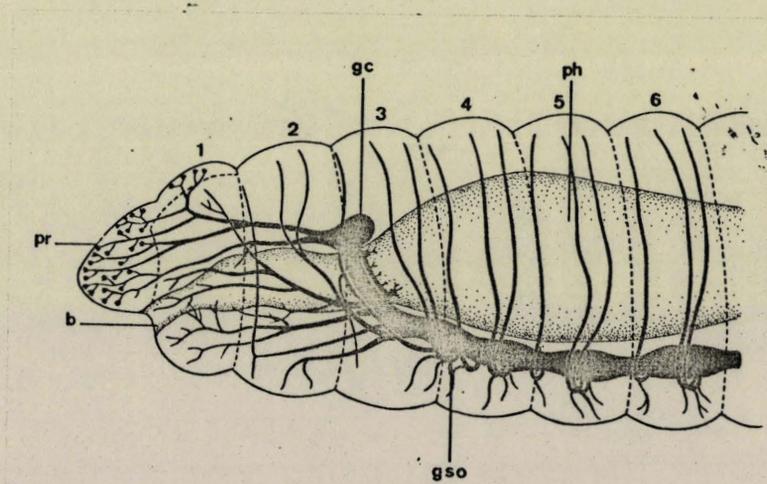


FIGURE 1 (D'après Grassé)

b : bouche ; gc : ganglions cérébroïdes ; gso : ganglions sous-oesophagiens ;
ph : pharynx ; pr : prostomium.

2 - LE CERVEAU CHEZ LES ANNELIDES ET SON RAPPORT AVEC LA REPRODUCTION - HISTORIQUE

Les ganglions cérébroïdes des Annelides ont fait l'objet de travaux importants. Nous essayerons ici de faire un rappel de quelques-unes de ces études.

POLYCHETES

L'existence de cellules neurosécrétrices dans le cerveau des Polychètes a été signalée pour la première fois dans les travaux de SCHARRER (1936, 1937) et de SCHAFFER (1939), cités par GABE (1967). Ils décrivent quatre types cellulaires dans le cerveau des Néréidiens, dont l'aspect rappelle celui des cellules neurosécrétrices des Vertébrés. Les nomenclatures établies par ces auteurs sont demeurées classiques jusqu'à ces dernières années. BOBIN et DURCHON (1953), par l'étude histologique, déterminent la présence de cellules neurosécrétrices dans le cerveau de Perinereis cultrifera. HERLANT-MEEWIS et VAN DAMME (1962) chez Nereis diversicolor, en reprenant l'étude de SCHARRER, observent deux types qui sembleraient être des cellules neurosécrétrices. DHAINAUT-COURTOIS (1966, 1967) a examiné l'ultrastructure du cerveau de Nereis pelagica. Plus récemment TOMBES et DHAINAUT-COURTOIS (1974) ont décrit l'ultrastructure des cellules du complexe infracérébral de Perinereis cultrifera.

HIRUDINEES

HAGADORN (1958) a examiné le système neurosécréteur du cerveau de Theromyzon rude et a décrit six compartiments dans lesquels il a trouvé trois types cellulaires :

- les cellules α , fuchsinophiles,
- les cellules β , qui se colorent par l'orangé G,
- les cellules γ , peu chromophiles, correspondant à 95 % des éléments cellulaires du cerveau (neurones ordinaires).

Quelques années plus tard (1963) il a effectué une étude en microscopie électronique et il a déterminé quatre types cellulaires : cellules 1 (α fuchsinophiles), 2 et 4 (β , orangé G positif) et 3 (γ , neurones ordinaires).

OLIGOCHETES

Chez les Oligochètes, qui nous intéressent plus particulièrement, HARMS (1948), cité par GABE (1967), trouve des éléments neurosécréteurs dans le cerveau de quelques familles : Naididae, Lumbriculidae, Enchytraeidae ; chez les Lumbriculidae, il décrit dans la partie postéro-dorsale du cerveau un "organe cérébral" qui renferme au moins deux types de cellules neurosécrétrices, colorables par l'Azocarmin, Bleu de Toluidine (l'un en bleu, l'autre en rouge). En 1953, HUBL, cité par DURCHON (1957), signale l'existence de trois types cellulaires a, b et c, dans les ganglions cérébroïdes de Lumbricus terrestris, Allolobophora longa et Allolobophora foetida.

Puis HERLANT-MEEWIS (1955, 1956, 1962) décrit en détail le cerveau d'Eisenia foetida. Elle observe trois espèces de cellules nerveuses qui présentent des phénomènes de neurosécrétion :

- gros et moyens neurones piriformes avec granules de taille variable, mais chez lesquels la sécrétion ne semble pas quitter la cellule par les axones,

- les cellules a, petites et de forme variable, occupent la périphérie de la région supérieure et postérieure des ganglions cérébroïdes. "Le cytoplasme est plus souvent dense, uniforme, fortement colorable par la fuchsine paraldéhyde et présente de petites vésicules." Les axones de ces cellules gagnent le neuropile,

- les cellules b, petites, fusiformes au niveau du point de départ du connectif antérieur.

MICHON et ALAPHILIPPE (1959) en étudiant trois espèces de Lumbricidae : Allolobophora chlorotica, Allolobophora foetida et Dendrobaena subrubicunda, observent deux types de cellules neurosécrétrices (a et b) dans leurs cerveaux.

Chez Lumbricus rubellus, Allolobophora foetida et Lumbricus herculeus, AROS et VIGH (1961) ont montré deux types cellulaires qui se répartissent dans le cerveau : les petites situées dans les régions postérieures et à la périphérie ; sous ces cellules se trouve le deuxième type qui est de plus grande taille.

SAUSSEY (1963), à son tour, observe de petites cellules, foncées, semblables aux cellules a, et des gros neurones clairs dans les ganglions céphaliques d'Allolobophora icterica.

En appliquant la coloration par le Bleu Alcian oxydé, hémalun-phloxine, HERLANT-MEEWIS (1973) a discerné plusieurs types de cellules dans la région supérieure et postérieure du cerveau d'Eisenia foetida. Pour elle, il existe vraisemblablement dans les ganglions cérébroïdes deux espèces de cellules a.

ROLE DU CERVEAU

L'influence du cerveau sur la reproduction chez les Annélides est un fait bien étudié. En même temps que les auteurs définissaient chez les Annélides les différents types cellulaires neurosécréteurs du cerveau, ils essayaient d'établir son rôle dans la sexualité, la reproduction, la régénération, etc...

Chez les POLYCHETES le produit hormonal peut avoir un rôle inhibiteur ou stimulateur, tandis que chez les Oligochètes et les Hirudinées le mode d'action des principes actifs est stimulateur.

Des expériences de coupure en deux tronçons, de résection du prostomium ou d'ablation des ganglions cérébroïdes sur les Néréidiens, ont mis en évidence que le cerveau est le centre d'une influence inhibitrice, de nature hormonale, sur la maturité génitale mâle (DURCHON, 1951, 1956, 1960 ; CLARK, 1956, 1966). DHAINAUT (1970) a indiqué que cette action inhibitrice se ferait au niveau de la synthèse d'ADN. L'épitoquie et la maturité sexuelle expérimentales peuvent être arrêtées chez des individus décérébrés par l'implantation dans la cavité coelomique de ces derniers de cerveaux pris chez des individus immatures (DURCHON, 1952). Les mêmes résultats ont été obtenus in vitro par DURCHON et SCHALLER (1964). L'influence du cerveau sur l'ovogénèse est plus complexe. L'ablation des ganglions cérébroïdes chez Nereis diversicolor a une influence très réduite sur les petits ovocytes ; ceux qui ont atteint approximativement 30 μ ont un développement rapide mais n'atteindront jamais leur volume normal. Seuls les derniers stades de la vitellogénèse peuvent continuer en absence de l'hormone (CLARK et RUSTON, 1963 ; GOLDING, 1972). L'activité inhibitrice du cerveau diminue régulièrement pour devenir nulle au moment de la maturité sexuelle (reproduction naturelle) ; des greffes de cerveaux d'Heteronereis effectuées dans le coelome d'individus atones et décérébrés n'entravent plus le déclenchement d'une hétéronéréidation précoce et de la spermatogénèse. HAUENSCHILD (1956), cité par DURCHON (1967) a observé

que l'implantation de plusieurs prostomiums d'Heteronereis de Platynereis dumerilii dans le coelome de femelles immatures décérébrées, est incapable de bloquer la maturation génitale précoce. Plus récemment, DURCHON et Coll. ont déterminé l'influence du cerveau au niveau cellulaire et le taux nécessaire de substance hormonale pour inhiber l'ovogenèse (DURCHON et DHAINAUT, 1964 ; DURCHON et PORCHET, 1970 ; PORCHET, 1970). Cette dernière expérience a confirmé les résultats antérieurs : l'activité endocrine cérébrale diminue régulièrement pour devenir nulle au moment de la reproduction. Tout ce mécanisme endocrine serait associé à des stimuli de l'environnement (lumière, température, etc...).

Chez les HIRUDINEES, des phénomènes neurosécrétoires ont été observés par HAGADORN dans le cerveau de Theromyzon rude et Hirudo medicinalis. Des observations expérimentales portant sur l'ovogenèse et la spermatogenèse ont établi le rôle du cerveau sur la reproduction HAGADORN, 1966, 1967 ; MALECHA, 1970 a, 1970 b).

OLIGOCHETES : AVEL (1927, 1928 b, 1929) par des castrations partielles ou totales sur des vers adultes et jeunes a montré l'indépendance complète entre les différents éléments de l'appareil génital et la possibilité de l'existence d'un facteur humoral qui déterminerait, à la fois et d'une façon indépendante, l'activité des glandes génitales des deux sexes et le développement des caractères sexuels secondaires. L'auteur a aussi pratiqué des greffes. Un fragment dorsal de clitellum prélevé sur un adulte en repos génital, réagit de façon différente suivant l'état de l'hôte. Greffé sur un ver immature il reste régressé aussi longtemps que le porte-greffe n'a pas atteint la puberté. Si l'hôte est un adulte en pleine activité génitale, le greffon devient rapidement identique au clitellum du porte-greffe. Ces expériences ont conduit AVEL à admettre l'existence d'un facteur humoral d'origine céphalique, responsable du déclenchement de l'activité génitale et du développement des caractères sexuels. Cette hormone apparaît à la puberté et disparaît pendant les périodes de repos sexuel ; son action serait fortement liée à la nutrition.

HERLANT-MEEWIS (1956 a, 1959) décrit les cellules neurosécrétrices dans les ganglions super et infra-oesophagiens chez Eisenia foetida et montre les divers aspects qu'elles prennent, depuis la naissance, au cours de la croissance et au moment des diverses manifestations de l'activité génitale. Pour essayer de déterminer l'origine exacte de la substance humorale responsable de l'activité sexuelle, HERLANT-MEEWIS (1956/1957) a procédé sur des Eisenia foetida, au moment où leurs caractères sexuels secondaires étaient bien développés, à quatre types d'ablations électives d'une partie du système nerveux. Dans les quatre cas, les vers ont cessé de pondre et subi une régression des caractères sexuels somatiques pendant une période plus ou moins longue, dépendant de l'importance de l'opération. HERLANT-MEEWIS a remarqué qu'au moment où les vers opérés réacquièrent les caractères somatiques et reprennent la ponte, les centres nerveux présentent déjà tous leurs éléments cellulaires ; l'étude de ces cellules à différents moments lui a permis de déterminer le rôle éventuel qu'elles exercent sur les caractères secondaires et sur la ponte.

SUSSEY (1966, 1970) par l'ablation des centres nerveux antérieurs d'Allolobophora icterica déclenche une pseudo-diapause pendant laquelle l'activité et la spermatogenèse sont bloquées. L'auteur remarque que la rupture de la pseudo-diapause intervient dès que les ganglions nerveux sont régénérés. Plus récemment CAZAUX (1973) et LATTAUD (1975) ont essayé d'étudier les diverses fonctions du cerveau chez Eisenia foetida.

3 - INFLUENCE DU JEÛNE

En 1928, AVEL a sous-alimenté quelques animaux ; il a observé un arrêt complet de l'activité génitale et une régression des caractères sexuels secondaires ; une réactivation était obtenue après une suralimentation. Les individus très jeunes, même suralimentés, ne présentent aucune manifestation de sexualité. Parmi les hypothèses possibles, l'auteur pense que "le facteur qui détermine la sexualité est une hormone qui n'existe pas chez le jeune et dont l'apparition marque la puberté. Cette hormone pourrait être secrétée chez l'adulte d'une façon permanente, mais ne manifester son action que si la nutrition est abondante ; sa sécrétion, au contraire, pourrait être périodique et dépendre de la nutrition".

HERLANT-MEEWIS (1962 b, 1966) a soumis aussi les vers au jeûne. Elle a observé les mêmes phénomènes qu'AVEL. Néanmoins, dans un certain nombre de cas, elle a observé une réactivation spontanée de l'appareil génital chez des individus restés à jeun. Pour l'auteur belge, la nutrition est certainement nécessaire pour régulariser le déroulement des phénomènes sexuels, mais elle ne paraît pas indispensable pour les déclencher dans un tractus en repos. A quels facteurs faut-il attribuer cette réactivation et quel serait éventuellement le rôle du cerveau ? C'est ce dernier point que nous nous proposons d'étudier dans cette première partie de notre travail.

4 - MATERIEL

Les vers utilisés pour ce travail nécessitent la réalisation d'un élevage. Afin d'obtenir l'accouplement, les vers adultes sont isolés 2 par 2 dans des boîtes de Pétri garnies de papier filtre et de terreau convenablement humidifiés et placés dans une étuve à 20° C.

Si au bout d'une semaine on retrouve des cocons, les vers sont alors isolés et l'observation continue chez les vers séparés afin de savoir s'ils sont capables de pondre. Ce procédé nous a ainsi permis de travailler sur des vers non seulement matures mais également fécondés.

L'observation a porté sur trois séries de vers :

- La série A comprend des animaux décérébrés soumis au jeûne durant une période allant de 3 à 12 semaines. Vu la possibilité de régénération du cerveau dans un délai de 18 à 21 jours, ces vers sont réopérés toutes les trois semaines ;

- la série B est constituée d'individus non décérébrés, également capables de pondre, et soumis au jeûne durant la même période que les animaux de la série A ;

- la série C est formée des individus pondants qui ont subi l'ablation du cerveau et qui, l'ayant régénéré, sont réalimentés ; certains sont observés jusqu'à la reprise de la ponte.

Dans le cas de la série A, sur 44 animaux expérimentés, 33 ont été fixés, 11 ayant disparu.

Pour la série B, constituée de 46 animaux, 41 ont été fixés ; 5 ont disparu.

Dans la série C, nous avons fixé 25 vers sur les 45 qui ont été mis en expérience.

Pour les séries A et B, les fixations sont effectuées 3, 6, 9 et 12 semaines après la mise en expérimentation. Pour la série C, les animaux sont fixés trois semaines après l'opération, 1 et 2 semaines après la re-nutrition et au moment de la reprise de la ponte.

5 - TECHNIQUES ET HISTOLOGIE

Opération : L'anesthésie est obtenue par immersion dans l'oxyde de propylène à 0,2 % pendant dix minutes. Cette solution provoque une agitation du ver accompagnée d'une élimination par les pores dorsaux du liquide coelomique. Après anesthésie, les vers sont déposés sur du papier filtre humide afin d'éviter la dessiccation. Un petit volet découpé au-dessus du prostomium met en évidence les ganglions cérébroïdes, d'aspect blanc nacré. L'ablation est réalisée par section des connectifs antérieurs et péri-oesophagiens. Aucune suture n'est nécessaire et la cicatrisation est effective au bout de 24 heures. Après l'opération, les vers sont gardés à la température constante de 20° C, dans des boîtes de Pétri garnies de papier filtre renouvelé au moins deux fois par semaine.

Histologie : Les animaux sont fixés dans les délais précisés précédemment. Dans les cas de la série A, seuls les segments renfermant les organes génitaux sont fixés. Pour la série B, en plus de ces segments a été également fixée la tête (sept premiers segments). Le fixateur employé est le Bouin aqueux acétique. Après inclusion dans la paraffine à 56° C, les coupes réalisées sont sériées et d'une épaisseur de 7 μ pour la tête et 10 μ pour l'appareil génital. Les colorations les plus fréquemment employées ont été le Bleu Alcian après oxydation, la Fuchsine paraldéhyde de Gabe et parfois l'Hématoxyline de Groat. Pour les vers de la série C nous avons employé dans certains cas le Clark.

6 - CONTRÔLE HISTOLOGIQUE

A - Anatomie de l'appareil génital femelle

L'appareil reproducteur d'Eisenia foetida est disposé entre le neuvième et le quinzième segment (Figure 2). L'appareil femelle est composé d'une paire d'ovaires, d'une paire d'ovisacs et d'une paire d'oviductes.

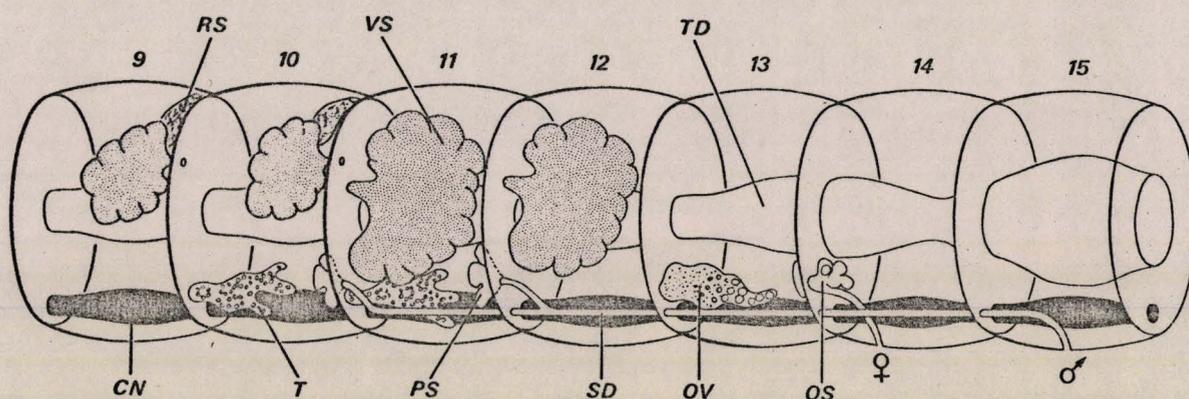


FIGURE 2

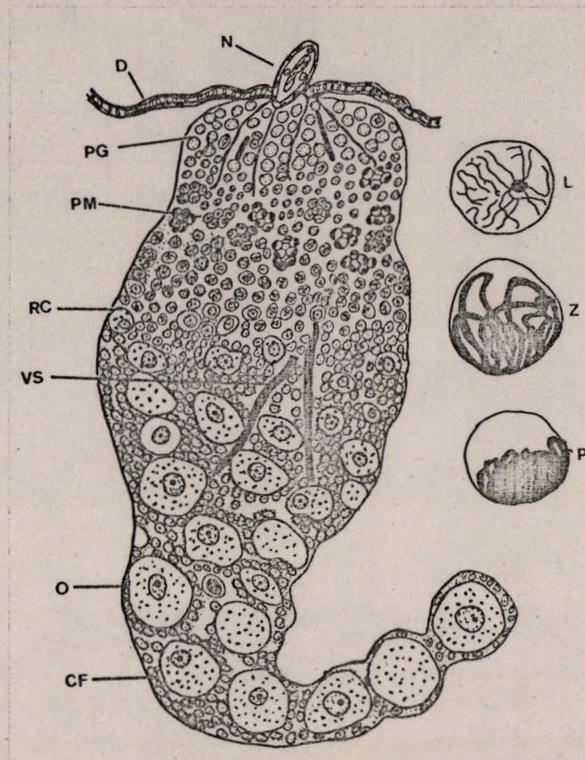
CN : chaîne nerveuse ; OS : ovisac ; OV : ovaire ; PS : pavillon du spermiducte ; RS : réceptacle séminal ; SD : spermiducte ; T : testicule ; TD : tube digestif ; VS : vésicule séminale.

1 - Ovaires

Ils sont situés de part et d'autre de la chaîne nerveuse et attachés au dissépinement de l'intersegment 12-13. Ils sont entourés d'une membrane péritonéale et sont irrigués par deux vaisseaux sanguins axiaux. On distingue dans chaque ovaire quatre régions principales (Pl. 1, Fig. A et Figure 3).

a) Région proximale ou des protogonies

Elle est située à proximité du dissépinement et occupée par les protogonies. Elle se caractérise par des cellules claires, à noyau volumineux qui présente des îlots de chromatine.



CF : cellules folliculeuses ; D : dissépiment ; L : leptotène ; N : néphridie ; O : oeuf ; P : pachytène ; PG : protogonies ; PM : pré-méiose ; RC : région de croissance ; VS : vaisseau sanguin ; Z : zygotène.

FIGURE 3

b) Région méiotique

Zone dans laquelle on observe les premiers stades de la méiose au sein des noyaux des ovogonies. Au stade leptotène les chromosomes se présentent sous la forme de filaments ténu et spiralés. Au stade zygotène les chromosomes se contractent et se rassemblent par leur extrémité libre à un pôle du noyau, en général du côté où se trouve le nucléole. Les chromosomes au stade pachytène se raccourcissent fortement, formant une masse à l'un des pôles du noyau (Pl. 1, Fig. B). La méiose s'arrête à ce stade. Les chromosomes pachytènes tendent à se séparer, mais comme l'a signalé RELEXANS (1974), cette évolution est difficile à suivre. Le nucléole, toujours présent, est plus volumineux que dans les stades précédents. Les chromosomes deviennent moins visibles.

c) Région de croissance

Cette zone contient des ovocytes en croissance entourés de cellules folliculeuses.

d) Région distale

Celle-ci renferme des ovocytes ayant atteint leur taille définitive. Les ovocytes pénètrent dans la gaine terminale et s'alignent en chapelet. A cet endroit les cellules folliculeuses n'existent plus ; les ovocytes sont entourés de petites cellules aplaties d'origine péritonéale. Les ovocytes qui se trouvent dans l'extrémité de la gaine sont libérés, nus, dans la cavité coelomique.

2 - Ovisacs

Les ovisacs sont suspendus au dissépiment antérieur du 14^{ème} segment ; leur ouverture vers le 13^{ème} métamère est entourée en grande partie par le pavillon de l'oviducte. Les ovisacs recueillent les ovocytes libérés par les ovaires. Ils sont très vacuolisés et segmentés intérieurement en petites logettes à disposition radiaire. C'est dans ces petites logettes que les ovocytes entrent en métaphase (Pl. 4, Figs C, D). Les stades suivants de la méiose se réalisent dans le cocon.

3 - Oviductes

Les oviductes s'ouvrent dans la cavité coelomique par de grands pavillons qui s'étalent le long du dissépiment antérieur du 14^{ème} segment. Leur parois sont abondamment irriguées, comme celles de l'ovisac (Pl. 8, Fig. A). Après un trajet très court ils débouchent vers l'extérieur sur la face ventrale du 14^{ème} segment.

B - Observation de l'appareil génital femelle des vers sans cerveau mis au jeûne (Série A)

Les processus de dégénérescence des tractus génitaux commencent dès l'opération. Ces phénomènes ont été décrits précédemment par HERLANT-MEEWIS (1966) qui a insisté particulièrement sur le tractus mâle.

Dès l'ablation du cerveau la ponte s'arrête et les caractères sexuels externes, notamment le clitellum, disparaissent progressivement.

PLANCHE 1

Colorations par le Bleu Alcian après oxydation (sauf Figure B).

Figure A - Vue d'ensemble de l'ovaire d'un ver en ponte. Remarquer les oeufs qui s'alignent dans la gaine.

cf, cellules folliculeuses ; d, dissépiment ; n, néphridie ;
o, oeuf ; pg, protogonies ; pm, pré-méiose ; rc, région de
croissance ; vs, vaisseaux sanguins. X 300

Figure B - Figures de méiose au niveau de l'ovaire d'un ver en ponte.

L, leptotène ; P, pachytène ; Z, zygotène.
(Hématoxyline de Groat). X 3 000

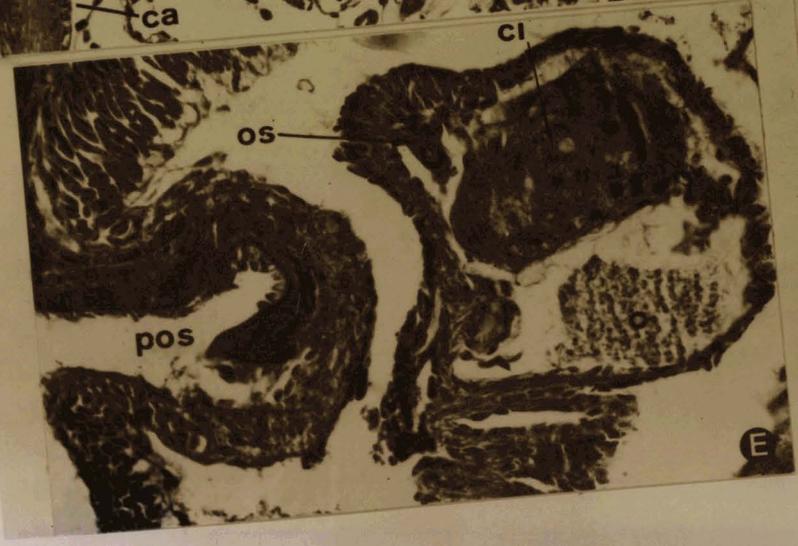
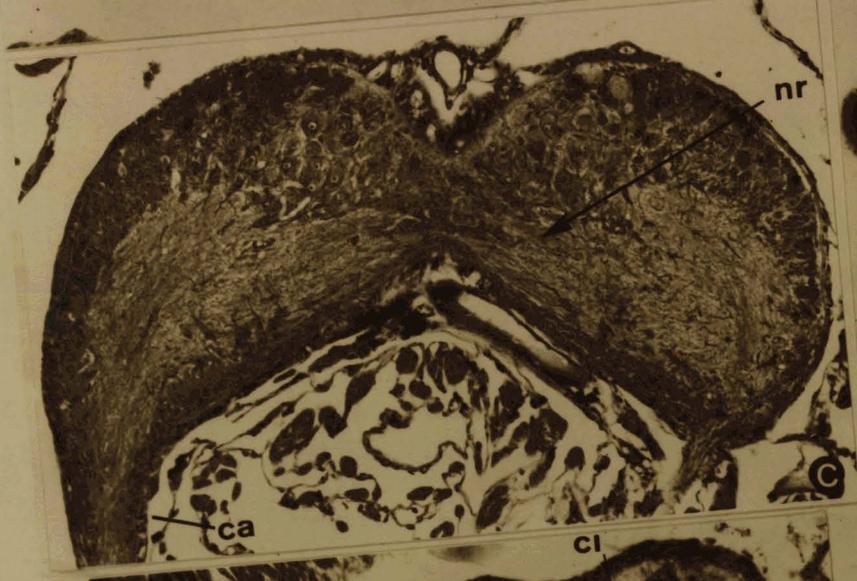
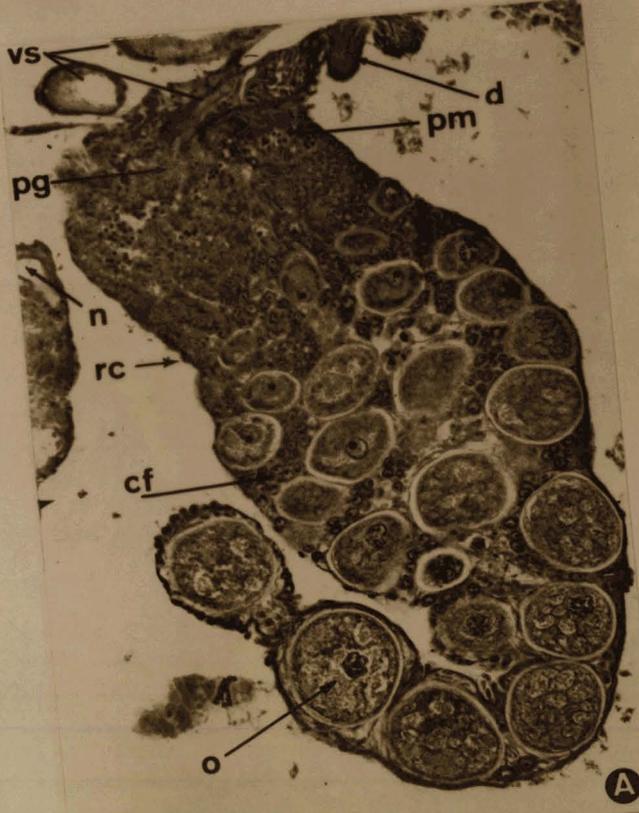
Figure C - Cerveau d'un ver en ponte.

Ca, connectif antérieur ; nr, neuropile. X 300

Figure D - Gaine ovarienne, vidée de son contenu, et manchon distal rétréci (md). Formation de corps d'involution (CI). Vers soumis au jeûne pendant trois semaines. X 1 200

Figure E - Ovisac d'un ver décérébré qui a jeûné trois semaines ; il renferme un oeuf en histolyse (CI) et un autre encore intact (O).

POS, pavillon de l'ovisac. X 1 200





Chez les vers mis à jeûner pendant trois semaines, on observe histologiquement dans l'appareil génital femelle une régression qui se caractérise par une histolyse plus ou moins poussée des oeufs de la gaine distale de l'ovaire, suivie d'un rétrécissement du manchon distal. La gaine ovarienne se vide de son contenu et se rétracte ; on ne distingue plus que le pavillon distal appliqué sur l'ovaire (Pl. 1, Fig. D et Pl. 2, Fig. A).

Au niveau de l'ovisac nous avons observé une régression moins poussée. Nous avons remarqué des ovisacs totalement vides, d'autres avec des oeufs en histolyse ou encore intacts (Pl. 1, Fig. E). En général les ovisacs étaient encore bien développés. Les pavillons des oviductes restent intacts et les cellules renferment une assez grande quantité de mucus.

Les pavillons des spermiductes n'ont pas changé d'aspect, ils sont très volumineux et garnis de nombreux spermatozoïdes ; d'autre part, les vésicules séminales et la cavité coelomique renferment beaucoup de spermatozoïdes et des gonies (Pl. 2, Fig. B).

Par la suite, les phénomènes de dégénérescence vont s'accroître au niveau de l'ovaire. L'histolyse atteint à présent les ovocytes les plus mûrs, c'est-à-dire les plus volumineux et aussi les plus proches de la gaine ; ils se transforment en corps d'involution et sont progressivement éliminés dans le coelome. L'ovaire devient aussi plus petit. Dans sa zone proximale on peut toujours observer tous les stades de la méiose, mais ces phénomènes s'arrêtent au stade pachytène. Ce stade devient de plus en plus fréquent à la base de l'ovaire, par contre le nombre des stades antérieurs, leptotène et zygotène se réduit fortement, ce qui nous fait penser que les cellules mères entrent moins en méiose au fur et à mesure que le jeûne se prolonge. D'autre part les ovocytes qui avaient franchi le stade pachytène continuent un certain temps leur évolution et leur croissance. Les Figures D et G de la Planche 2, de vers soumis à un jeûne de six semaines, illustrent ce que nous venons de dire.

Nous observons ainsi au niveau de l'ovaire les phénomènes déjà décrits dans le tractus mâle. En effet, dans celui-ci les cytes I sont bloqués en pré-méiose ; mais tous ceux qui ont franchi ce stade continuent leur évolution. Au cours de nos observations nous avons remarqué plus exactement que de nouvelles spermatogonies n'entrent plus en méiose, au contraire des ovogonies qui subissent toujours la méiose jusqu'au stade pachytène.

PLANCHE 2

Vers décérébrés. Colorations par le Bleu Alcian après oxydation.

Figure A - Gaine ovarienne vidée de son contenu. Observer la vascularisation de la gaine. Trois semaines de jeûne.

vs, vaisseaux sanguins. X 300

Figure B - Vers à jeun depuis trois semaines. Aspect du pavillon du spermiducte (PS). La cavité coelomique ne renferme que des spermatogonies (s) et des spermatozoïdes (sz). X 750

Figure C - Ovaire après neuf semaines de jeûne. Observer les stades pachytènes plus nombreux (p) et la région de croissance des ovocytes qui se rétrécit.

pos, pavillon de l'ovisac. X 300

Figures D et G - Ovaires des vers qui ont jeûné pendant six semaines.

ci, corps d'involution ; md, manchon distal.

D, X 300 et G, X 12 000.

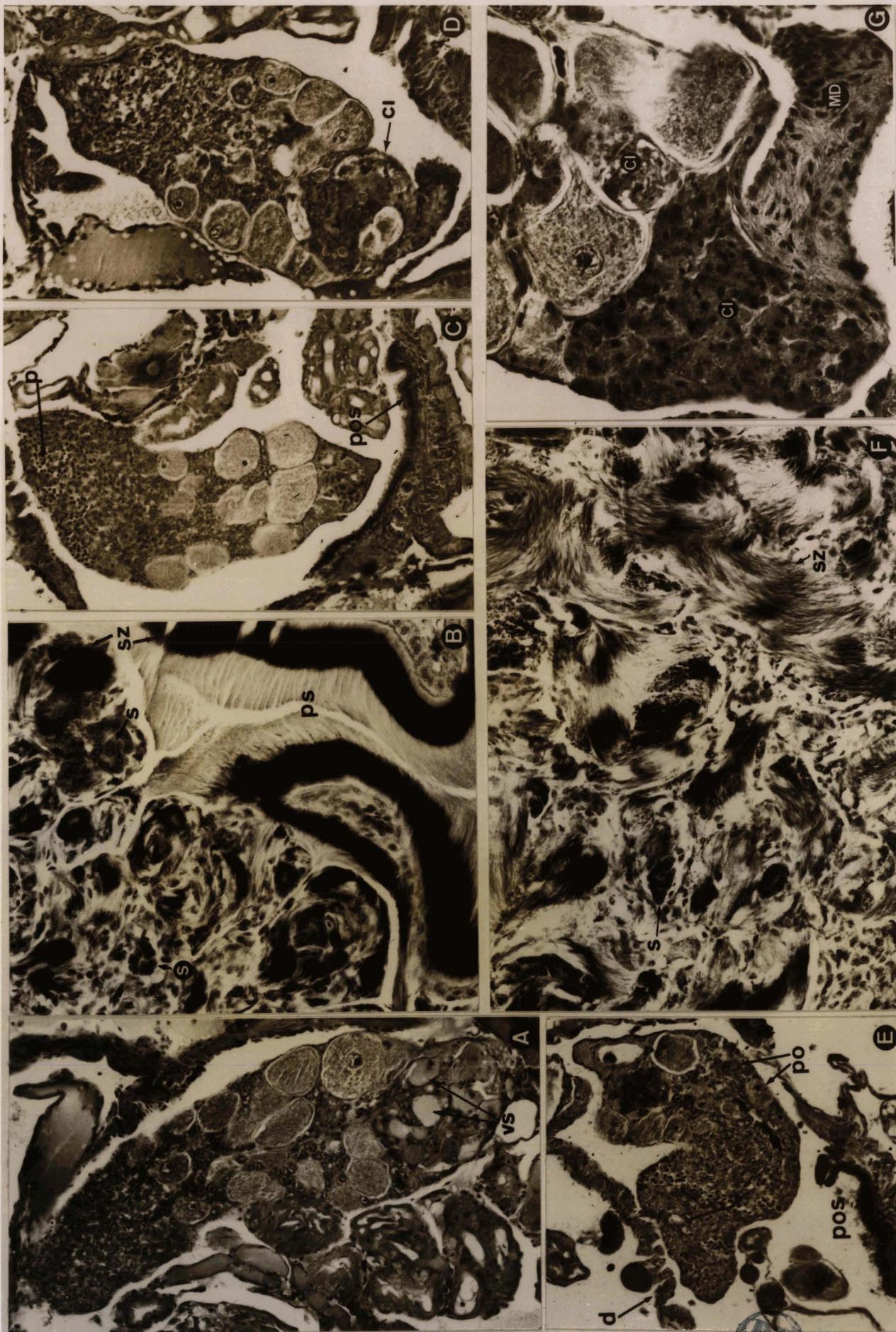
Figure E - Après douze semaines de jeûne l'ovaire ne renferme plus que des ovocytes de petite taille (po) et beaucoup d'entre eux sont en histolyse.

d, dissépinement ; pos, pavillon de l'ovisac. X 300

Figure F - Cavité coelomique d'un ver qui a jeûné pendant neuf semaines.

Les spermatogonies (s) et les spermatozoïdes (sz) sont moins nombreux. Comparer avec les figures A et C de la Planche 4.

X 750



On retrouve tous les stades dans le coelome mais progressivement les spermatocytes de 2ème ordre, puis les spermatides disparaissent et six semaines après l'opération il ne reste que des gonies et des spermatozoïdes aussi bien dans les vésicules séminales que dans le coelome. Les pavillons sont toujours très développés et garnis de spermatozoïdes.

Au cours des semaines qui suivent, la dégénérescence des ovaires continue ; les ovocytes de plus en plus petits s'histolysent. Les stades pachytènes bloqués sont de plus en plus nombreux et la région de croissance des ovocytes se rétrécit. Ceci est évidemment dû au fait que les jeunes ovocytes ont poursuivi leur croissance tandis qu'ils n'étaient plus repoussés vers la région distale par de nouveaux ovocytes bloqués en pré-méiose. D'autre part, les protogonies entrent toujours en méiose.

Après neuf semaines l'ovaire a pris l'aspect représenté par la Figure C de la Planche 2.

A ce moment les vésicules séminales et le coelome ne renferment plus que des gonies au repos ou en division, quelques pré-méioses bloquées et des spermatozoïdes ; tous les autres stades sont absents (Pl. 2, Fig. F).

Les pavillons des spermiductes commencent à involuer, ils se fragmentent et ils sont détruits par les cellules libres du coelome. Il apparaît alors dans celui-ci et tout le long de la splanchnopleure des segments génitaux de gros corps bruns, résultat de cette phagocytose (Pl. 3, Fig. A).

Enfin, après douze semaines, les ovaires sont devenus très petits ; ils ne renferment plus que des ovocytes de petite taille et beaucoup d'entre eux sont en histolyse (Pl. 2, Fig. E). On observe encore des cellules mères en mitose, le stade pachytène restant toujours abondant. Par contre, les autres stades de la méiose, leptotène et zygotène, deviennent moins nombreux (Pl. 3, Figs D et D').

Tous les autres caractères des deux tractus rappellent le ver impubère : les testicules sont petits et peu actifs, ils libèrent même des gonies que l'on retrouve dans le coelome et dans les vésicules séminales. Les pavillons tant mâles que femelles sont très petits. Le seul caractère qui distingue ces vers d'individus jeunes est la présence de vastes réceptacles séminaux garnis de spermatozoïdes (Pl. 3, Fig. B).

PLANCHE 3

Colorations par le Bleu Alcian après oxydation.

Figure A - Ver décérébré et à jeun depuis neuf semaines. Pavillon du spermiducte (ps) involué. Les spermatozoïdes ont été phagocytés (ci). Comparer avec la figure B de la Planche 2. X 750

Figure B - Réceptacles séminaux d'un ver décérébré après douze semaines de jeûne. Présence de spermatozoïdes. d, dissépinement ; c, conduit. X 300.

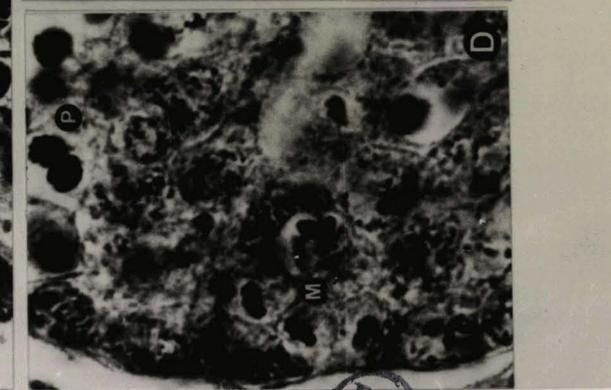
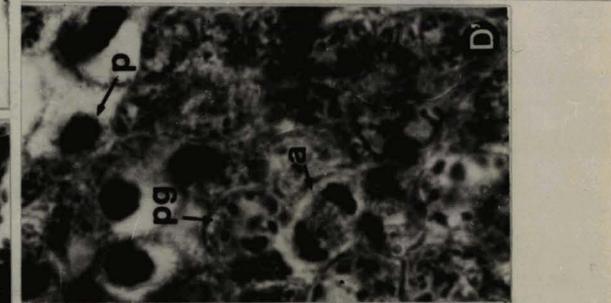
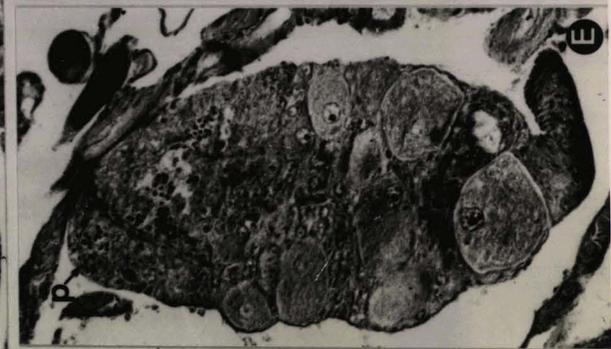
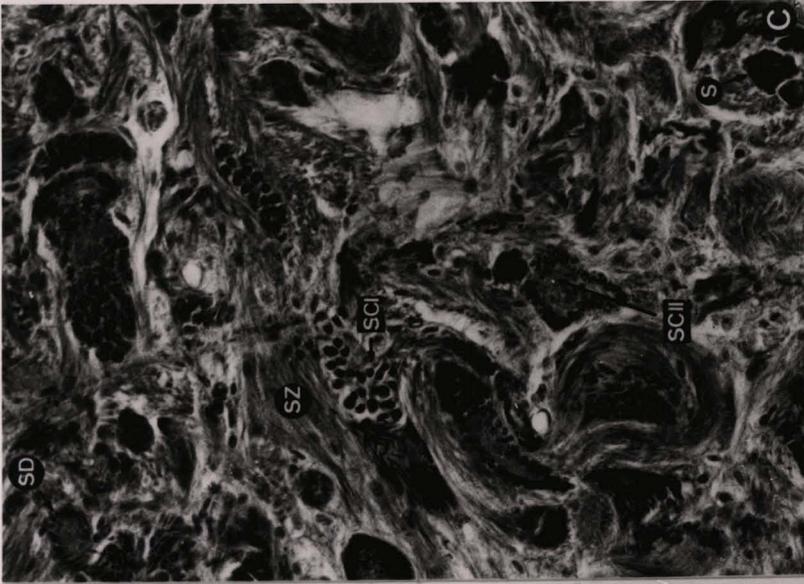
Figure C - Vésicule séminale d'un ver non décérébré après trois semaines de jeûne. On observe encore des spermatogonies (S), des spermatocytes II (SC II), des spermatides (SD) et des spermatozoïdes (SZ). X 750

Figures D et D' - Protogonies en division dans l'ovaire des vers décérébrés et soumis au jeûne pendant douze semaines. a, anaphase ; m, métaphase ; p, pachytènes ; pg : protogonies. X 3 000

Figure E - Ver avec cerveau, soumis au jeûne pendant trois semaines. La gaine renferme encore un ovocyte normal. X 300

Figure F - Ver avec cerveau soumis au jeûne pendant six semaines. Il existe toujours dans l'ovaire, à la base de la gaine distale, de grands ovocytes qui ne sont pas entrés en histolyse. Comparer avec la figure D de la Planche 1 et la figure A de la Planche 2 qui présentent les ovaires des vers décérébrés qui ont jeûné pendant trois semaines. cn, chaîne nerveuse. X 300

Figure G - Remarquer la gaine vide et rétractée et un ovocyte de taille normale qui n'est pas encore histolysé (ver non décérébré soumis au jeûne pendant trois semaines). X 300



■ C - Conclusion

1 - Les vers sans cerveau soumis à un jeûne de 3 à 12 semaines ont tous subi une régression des tractus génitaux qui progressait au fur et à mesure que le jeûne se prolongeait. Nous en avons examiné 26 individus parmi les 33 fixés ; un seul présentait une reprise de la gamétogenèse (un ver à jeun depuis 6 semaines).

2 - La décérébration et le jeûne n'arrêtent pas complètement les processus de mitose au niveau des cellules mères et des gonies dans l'ovaire ; ils sont encore présents dans les ovaires des animaux soumis au jeûne de 3 à 12 semaines. MALECHA (1970 b) a constaté que la neurosécrétion cérébrale n'est pas nécessaire au maintien des mitoses goniales chez Hirudo medicinalis.

3 - Au niveau de l'ovaire, même s'ils sont moins abondants que chez les vers normaux, les premiers stades de la pré-méiose (leptotène et zygotène) sont toujours présents et capables de poursuivre leur évolution en stade pachytène qui est bloqué et devient plus fréquent. Au niveau du tractus mâle, au contraire, les spermatogonies ne sont plus capables d'entrer en pré-méiose et les stades leptotènes et zygotènes disparaissent car ils poursuivent leur évolution en stade pachytène. En conclusion, dans l'ovaire on trouve tous les stades de la pré-méiose tandis qu'au niveau de l'appareil mâle on ne trouve plus que des spermatogonies et des stades pachytènes. L'influence du jeûne et de l'ablation du cerveau semblent donc influencer davantage la spermatogenèse que l'ovogenèse.

4 - La diminution du poids des individus étudiés, importante au début, s'est ralentie après neuf semaines de jeûne (Graphique 1).

D - Observation de l'appareil génital des vers avec cerveau mis au jeûne (Série B)

Dès que les vers sont mis au jeûne, la ponte s'arrête et les caractères sexuels s'estompent progressivement.

L'observation histologique nous montre des processus de régression semblables à ceux que nous avons décrits dans le paragraphe précédent : les ovocytes situés dans la gaine distale de l'ovaire s'histolysent et cette gaine se contracte fortement.

PLANCHE 4

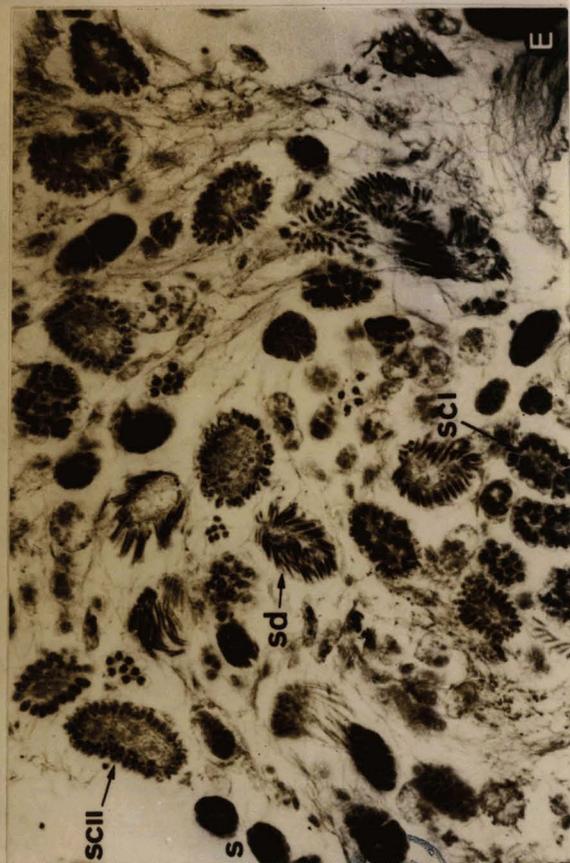
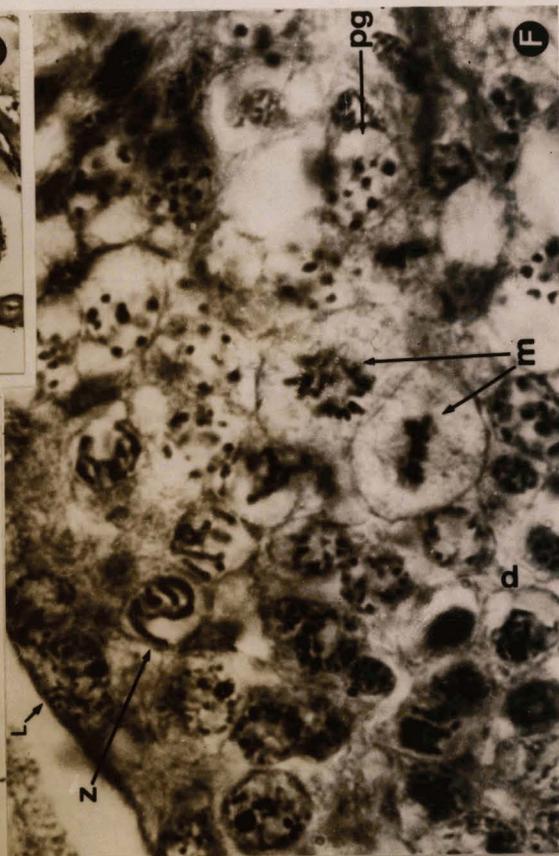
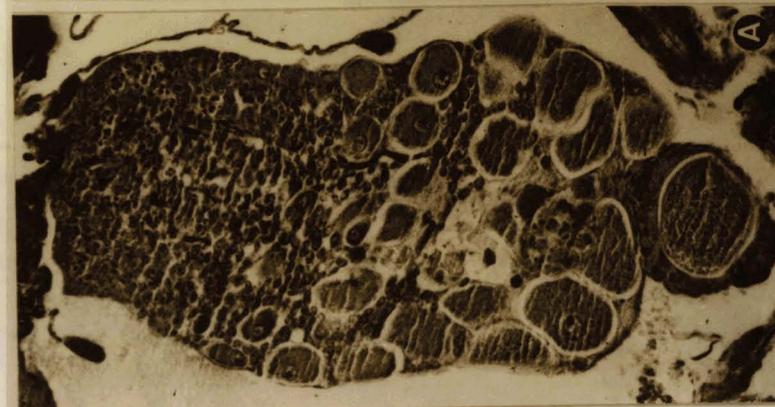
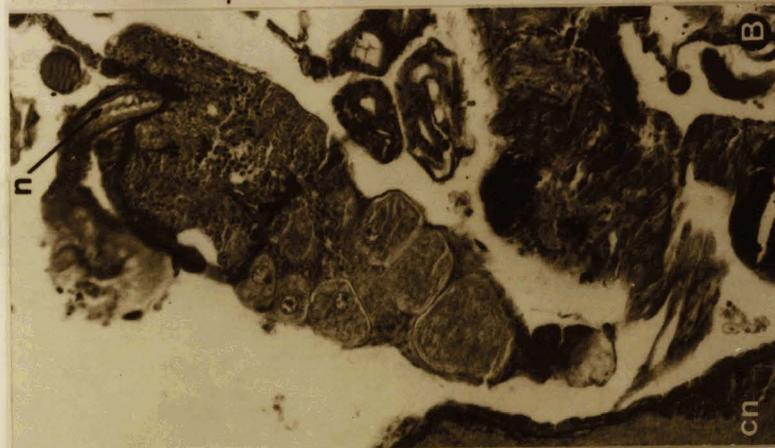
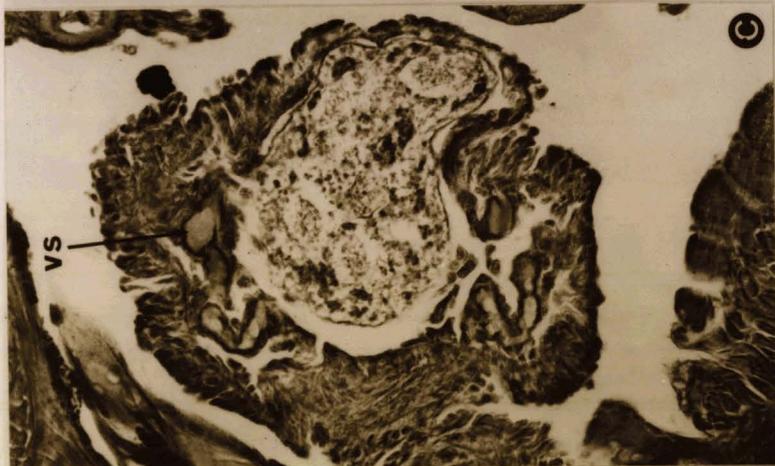
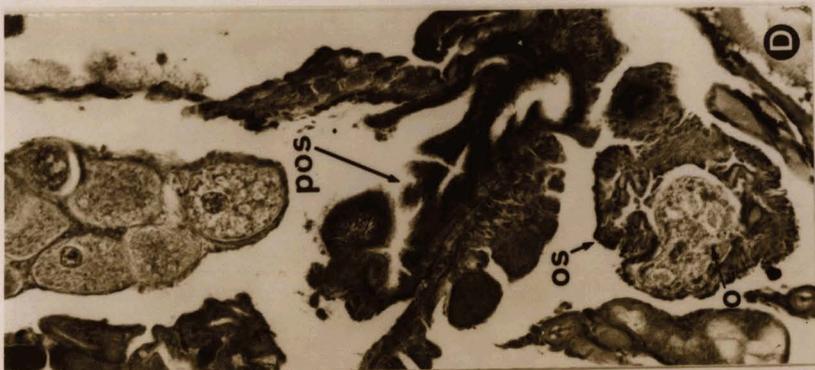
Colorations par le Bleu Alcian après oxydation.

Figures A et B - Pénétration de nouveaux ovocytes dans la gaine terminale. Après neuf semaines de jeûne, les phénomènes de dégénérescence sont stoppés chez les vers soumis au jeûne avec cerveau.
cn, chaîne nerveuse ; n, néphridie. X 300

Figures C et D - Aspect de l'ovaire et de l'ovisac d'un ver soumis au jeûne pendant douze semaines (avec cerveau), qui présente une ponte ovarienne. Remarquer la vascularisation des parois de l'ovisac (os) et l'extension du pavillon de l'ovisac (pos).
vs, vaisseaux sanguins ; o, oeuf. C : X 200 ; D : X 300

Figure E - Aspect de la cavité coelomique d'un ver non décérébré qui a jeûné neuf semaines et qui présente une reprise de la gamétogenèse. Observer tous les stades de la spermatogenèse :
s, spermatogonies ; SC I, spermatocytes I ; SC II, spermatocytes II ; SD, spermatides. Comparer avec la figure C de la Planche 5.
X 750

Figure F - Ovaire d'un ver non décérébré après neuf semaines de jeûne.
l, leptotène ; m, protogonies en métaphase ; p, pachytène ;
pg, protogonies ; z, zygotène. X 3 000



Ces processus s'accomplissent progressivement ; ainsi dans le cas de la Pl. 3, Fig. G, la gaine renferme encore un ovocyte normal. Dans la Pl. 3, Fig. E, la gaine est vide et rétractée mais l'ovocyte le plus volumineux qui n'y était pas encore introduit est toujours normal. Par la suite, ces ovocytes subiront à leur tour la dégénérescence.

Après trois semaines, l'appareil mâle a commencé son involution mais, dans les vésicules séminales et dans le coelome on peut toujours observer tous les stades de la spermatogenèse, avec néanmoins une prédominance des spermatozoïdes (Pl. 3, Fig. C).

Après six semaines, il existe toujours dans l'ovaire à la base de la gaine distale, des ovocytes avec leur taille définitive et n'ayant pas subi de dégénérescence. La Figure F de la Planche 3 nous le montre à côté de corps d'involution et dans la région proximale, quelques stades pachytènes bloqués.

A ce moment, au niveau de l'appareil génital mâle les vésicules séminales et le coelome ne renferment plus que des gonies et des spermatozoïdes. Quant aux pavillons des spermiductes, ils commencent à s'histolyser et leur taille se réduit.

Ces phénomènes s'accompagnent de l'apparition de nombreux corps bruns dans le coelome.

A partir de la neuvième semaine les phénomènes de dégénérescence sont stoppés. Au niveau de l'appareil génital femelle on observe la pénétration de nouveaux ovocytes dans la gaine terminale (Pl. 4, Figs A et B) et les divers stades de l'ovogenèse sont toujours observables (Pl. 4, Fig. F), tandis que dans les vésicules séminales et dans le coelome les spermatogonies se multiplient et entrent en méiose. La spermatogenèse recommence et on peut distinguer tous les stades de celle-ci dans la Figure E de la Planche 4. La Figure C de la Planche 5 montre un aspect de la vésicule séminale.

On observe des phénomènes semblables après 12 semaines dans les deux tractus. Au niveau de l'ovaire le manchon distal devient plus étalé et les grands ovocytes le remplissent. L'ovisac commence à grandir et la vascularisation devient importante. Une ponte ovarienne peut même survenir et des oeufs intacts sont trouvés dans l'ovisac. Parmi les 6 vers qui ont subi une reprise de la gamétogenèse l'un d'eux présentait des oeufs dans les ovisacs gauches et droits (Pl. 4, Figs C et D). La Figure A de la Planche 5 nous montre la cavité coelomique de ce même animal.

Tableau 1 - Caractéristiques des cellules neurosécrétrices en microscopie optique.

Types	Caractéristiques	Localisation	Coloration par le Bleu Alcian
1	Petites - irrégulières	A l'arrière du cerveau, surtout périphériques. Présentes dès la naissance	Bleu violet
2	Taille variable (parfois grandes) Piriformes	Dans la calotte supérieure, Latéralement et à l'arrière du cerveau. Présentes peu après la naissance.	Vert
3	Taille variable (surtout grandes)	A l'arrière et dans les ré- gions latérales du cerveau, parfois dans les couches plus profondes - Présentes à la puberté.	Violet pâle
4	Taille variable (surtout grandes)	Mêmes emplacements que les cellules 3 - Présentes à la puberté.	Rouge



Chez les vers mis à jeûner pendant six semaines a été enregistré un cas d'inversion sexuelle. Au niveau du testicule on pouvait observer la présence d'ovocytes entourés de cellules folliculeuses. Quelques-uns de ces ovocytes, de taille normale, ont été libérés dans la cavité coelomique. Les méïoses, peu nombreuses, ont repris au niveau de la lignée mâle et quelques cytes II et spermatides étaient présents dans le coelome (Pl. 9, Figs D et E).

Les ovaires, ovisacs et pavillons ne présentaient aucun signe de reprise d'activité.

Un autre ver de six semaines présentait aussi des méïoses qui se déclenchaient dans les vésicules séminales et dans le coelome, alors qu'un ovocyte se plaçait dans la gaine de l'ovaire.

Dans quatre cas sur les 10 que nous avons observés la dégénérescence a continué et nous n'avons pas enregistré de reprise de la gamétogenèse. La Figure B de la Planche 5 montre un ovaire d'un tel animal.

E - Examen des ganglions cérébroïdes chez les vers soumis au jeûne

Colorées par la technique Bleu Alcian-Hémalun-Phloxine, après oxydation (technique de SLOPER, modifiée par HERLANT), les cellules neurosécrétrices du cerveau apparaissent en Bleu violet, vert, violet pâle et rouge, que nous dénommons : cellule 1 - cellule 2 - cellule 3 et cellule 4. Les cellules 1 situées surtout à la périphérie des calottes postérieures, sont en général petites et irrégulières. Elles sont présentes dès la naissance et jusqu'à l'âge adulte mais elles sont surtout actives lors de la croissance ; elles interviendraient dans le métabolisme et dans la croissance (HERLANT-MEEWIS, 1956, 1957, 1975). Les cellules 2 se trouvent essentiellement dans la calotte supérieure. Selon HERLANT-MEEWIS, elles apparaissent peu après la naissance, lorsque les pré-méïoses débutent dans les jeunes ovaires, et sont particulièrement actives à partir de la puberté ; elles persistent chez l'adulte et pourraient intervenir dans le déroulement de la spermatogenèse et de l'ovogenèse. Latéralement et à l'arrière on observe aussi quelques cellules qui se colorent en vert. Les cellules 3, sont les grosses cellules piriformes qui apparaissent à la puberté à l'arrière et dans les régions latérales du cerveau (Tableau 1).

PLANCHE 5

Colorations par le Bleu Alcian après oxydation (excepté la Fig. E).

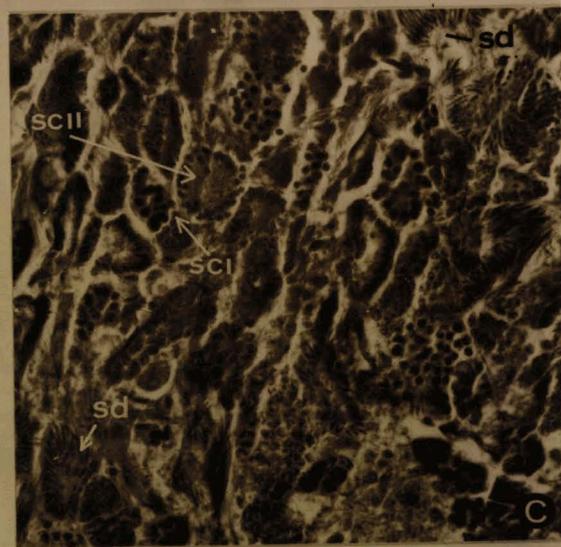
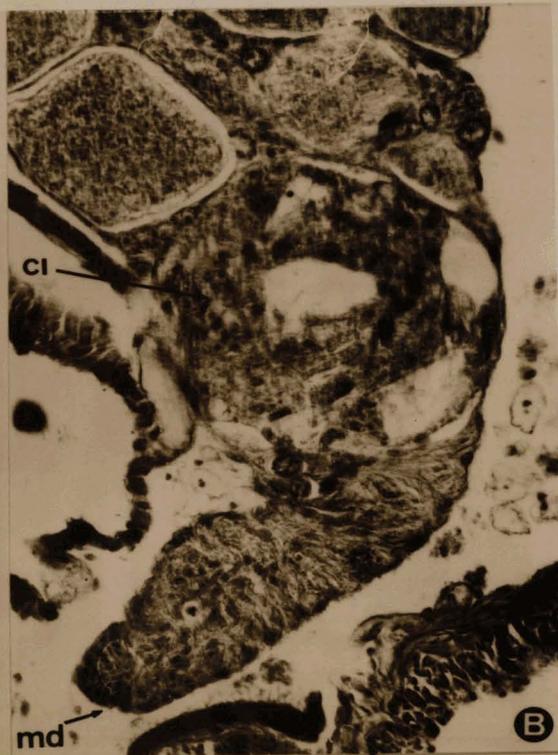
Figure A - Cavité coelomique d'un ver à jeun pendant douze semaines, avec cerveau. Tous les stades de la spermatogenèse sont présents. Même ver que sur les figures C et D de la Planche 4. X 750.

Figure B - Ver non décérébré à jeun pendant douze semaines et qui n'a pas présenté de reprise de la gamétogenèse.
ci, corps d'involution ; md, manchon distal. X 1 200

Figure C - Vésicule séminale d'un ver qui a présenté une reprise de la gamétogenèse (à jeun avec cerveau pendant neuf semaines). Tous les stades de la spermatogenèse sont présents : S, spermatogonies ; SC I, spermatocytes I ; SC II, spermatocytes II ; sd, spermatoïdes. Les processus de spermatogenèse sont plus poussés que chez le ver de la figure E de la Planche 4. X 750

Figure D - Après trois semaines de jeûne on retrouve encore les quatre types cellulaires : C1, C2, C3, C4.
vs, vaisseaux sanguins. X 750.

Figure E - Cerveau d'un ver soumis au jeûne pendant six semaines. Cellules riches en produits de sécrétion (région postérieure).
Fuchsine paraldéhyde. X 3 000.



BU
MILLER

Après trois semaines de jeûne on retrouve encore les quatre premiers types de cellules neurosécrétrices observés chez un ver adulte ; elles paraissent normales, ce qui veut dire que les produits de neurosécrétion se trouvent encore dans les cellules mais ce qui ne veut pas nécessairement dire qu'ils sont éliminés dans les axones (Pl. 5, Fig. D).

Si nous comparons le cerveau d'un ver adulte pondant (Pl. 6, Fig. B) avec celui d'un ver mis à jeûner, nous remarquons que ce dernier renferme moins de cellules colorables par les techniques usuelles. D'autre part, le cerveau d'un ver soumis au jeûne plus ou moins longtemps peut présenter des cellules neurosécrétrices plus riches en produit de sécrétion comme s'il y avait un blocage (Pl. 5, Fig. E) ; d'autre part, quelques-unes d'entre-elles sont vacuolisées et présentent un cheminement axonal de la sécrétion (Pl. 6, Fig. A).

La microscopie optique ne nous permet pas d'affirmer si ces cellules vacuolisées sont encore actives au point de vue élaboration ou s'il y a seulement une libération de la sécrétion. Même si nous pouvions donner une réponse affirmative, encore faudrait-il savoir si les cellules actives sont en nombre suffisant pour produire le taux d'hormone nécessaire au déclenchement de la gamétogenèse.

Après six semaines, les cellules neurosécrétrices 1 et 2 sont toujours visibles tandis que les cellules 3 ne semblent plus chargées ; on ne peut plus les reconnaître (Pl. 6, Fig. C).

Après neuf semaines, on voit apparaître de très nombreuses grosses cellules phloxinophiles de type 4. Lorsque la gamétogenèse a repris aux stades 9 et 12 semaines, on retrouve les cellules 3. Les cerveaux des vers ayant retrouvé une activité sexuelle présentent les quatre types cellulaires. Il reste à savoir si les cellules phloxinophiles ne représenteraient pas un stade d'élaboration du produit de neurosécrétion caractéristique des cellules 3 (Pl. 6, Fig. D).

Aux mêmes stades, dans quatre cas, ces phénomènes ne se sont pas produits ; les tractus génitaux ont continué à dégénérer. Dans ces cas, il n'existe dans les cerveaux que les cellules du type 1 et celles du type 2. Nous n'avons pas retrouvé les cellules 3, ni les cellules phloxinophiles.

■ F - Conclusion

Les cellules neurosécrétrices du cerveau d'un ver mis au jeûne semblent moins nombreuses et un peu plus riches en produit de sécrétion (moins vacuolisées).

La présence du cerveau chez les animaux mis au jeûne semble importante.

L'examen histologique montre qu'après trois semaines de jeûne, tous les types de cellules neurosécrétrices sont toujours présents.

Entre trois et six semaines, alors que se poursuit la dégénérescence des appareils génitaux, l'activité des cellules de type 3 et 4 semble disparaître ; on ne retrouve plus ces cellules colorées, soit en violet, soit en rouge.

Les cellules de type 1 et 2 sont toujours présentes, mais les cellules du type 1 semblent progressivement s'hypertrophier ; elles se vacuolisent et entrent vraisemblablement en grande activité.

Vers la sixième semaine, les cavités coelomiques sont encore remplies de spermatozoïdes et les pavillons des spermiductes sont déjà très réduits ; c'est le moment où s'activent les coelomocytes et où commencent à apparaître les corps bruns.

On pourrait mettre en parallèle l'activité des cellules de type 1 avec le métabolisme alimentaire.

A partir de la neuvième semaine alors que la spermatogenèse recommence et que de nouveaux ovocytes entrent dans la gaine des oaires et sont parfois libérés dans les ovisacs, on voit réapparaître dans le cerveau des cellules de type 3 et 4.

Il nous est impossible, à l'aide de la microscopie photonique de donner beaucoup de précisions sur l'activité de ces différentes cellules neurosécrétrices ; mais on peut émettre l'hypothèse que les cellules 3 et 4 interviendraient sur la ponte ovarienne. L'hypothèse qu'elles pourraient intervenir sur la reprise de la gamétogenèse ne serait pas acceptable parce que les jeunes vers qui entrent en gamétogenèse n'en présentent pas encore dans leur cerveau ; c'est au moment de la puberté que ces cellules 3 commencent à se manifester. Quant aux cellules phloxinophiles (C 4), si nombreuses chez l'adulte pondant, elles pourraient constituer soit un type spécial, soit un aspect fonctionnel des cellules 3. Seule la microscopie électronique permettrait d'apporter une solution à ce problème.

La diminution du poids des vers étudiés progresse de la même façon que chez les vers mis au jeûne sans cerveau (Graphique 1).

CHAPITRE II

Rapport entre la régénération du cerveau et la reproduction

1 - CONTRÔLE HISTOLOGIQUE

Nous avons vu précédemment qu'après l'ablation du cerveau les vers arrêtent de se nourrir et ne recommencent à manger qu'environ trois semaines après l'opération. C'est à ce moment que nos observations histologiques ont débuté.

La régénération du cerveau chez Eisenia foetida a été décrite précédemment par HERLANT-MEEWIS et DELIGNE (1965). CHAPRON (1969), MARCEL (1970) et MARCEL et CARDON (1974) ont étudié en détail la régénération de la partie antérieure.

De notre côté, nous observerons plus particulièrement l'apparition de cellules neurosécrétrices au cours de cette régénération et, parallèlement, l'appareil génital, afin d'essayer d'établir des rapports entre l'apparition de certaines cellules neurosécrétrices et le nouveau déclenchement de la gamétogenèse et de la ponte ovarienne. Au moment où le ver recommence à manger, les nouveaux ganglions cérébroïdes se sont remis en rapport à la fois avec les connectifs antérieurs et avec le collier périoesophagien.

Dans ces ganglions cérébroïdes il existe des neurones déjà différenciés et de petites cellules de régénération en division intensive (Pl. 6, Figs E et F). A ce moment on peut déjà observer latéralement la présence de quelques petites cellules périphériques qui se colorent par le Bleu Alcian et qui représentent les premières cellules neurosécrétrices apparaissant

PLANCHE 6

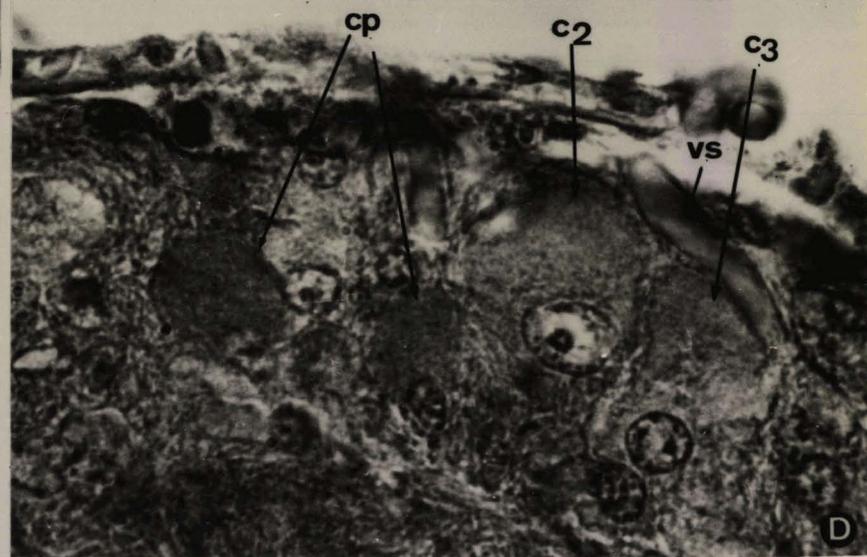
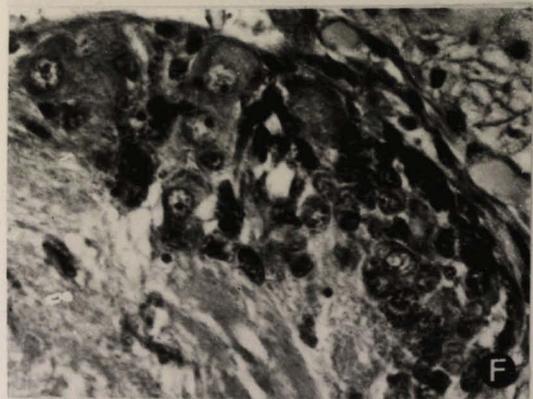
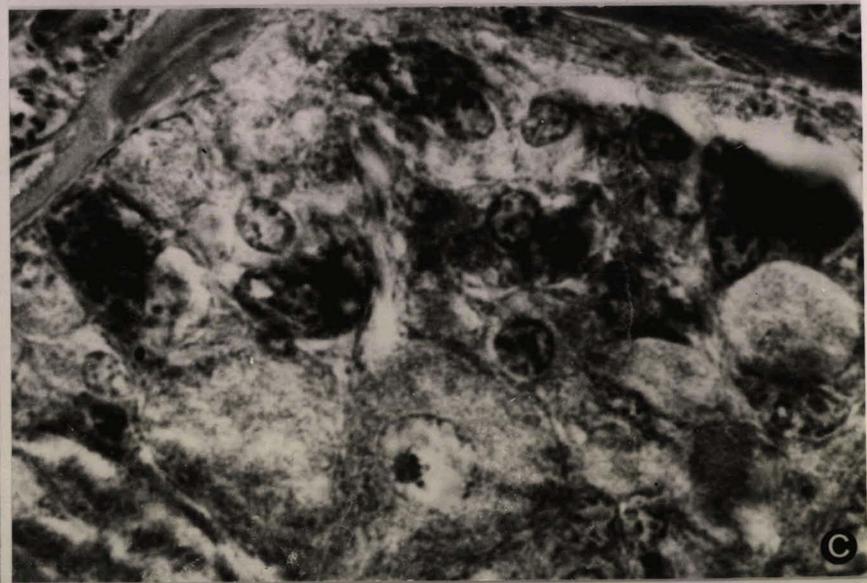
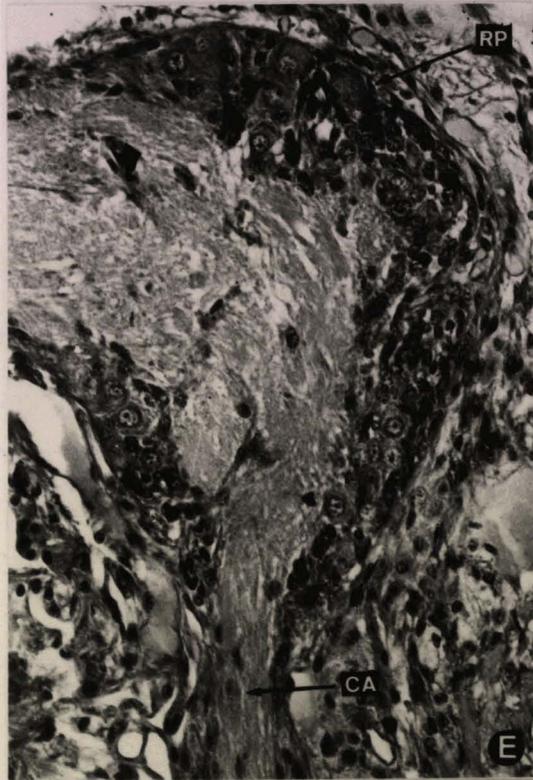
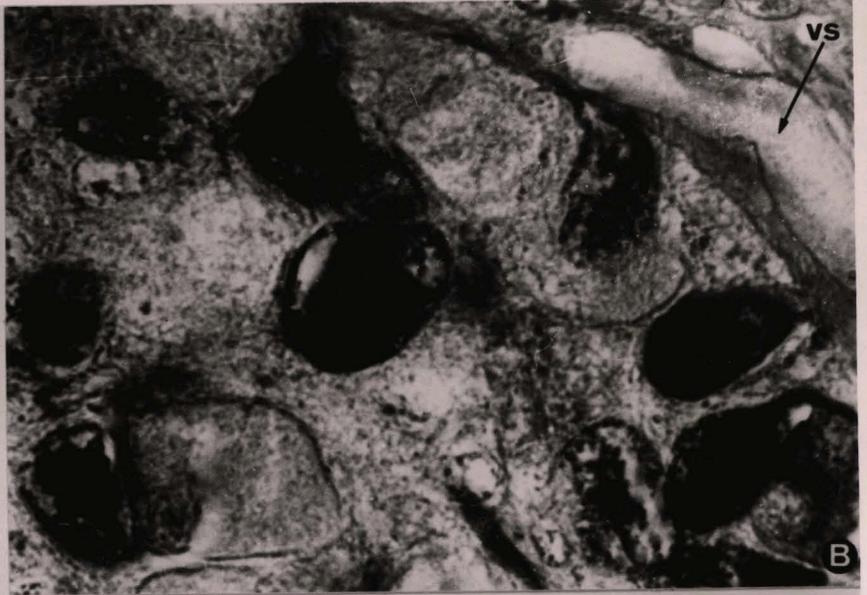
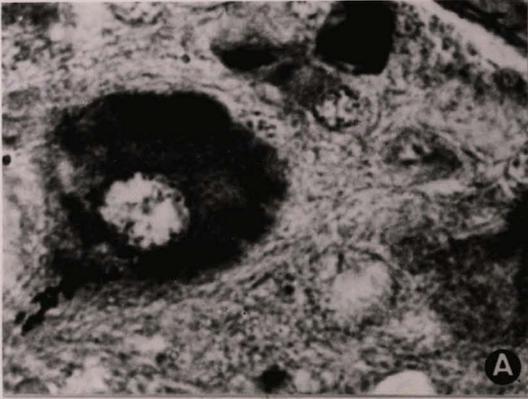
Figure A - Cerveau d'un ver soumis au jeûne pendant six semaines. Cellules riches en produit de sécrétion et qui semble être éliminé par voie axonale. Fuchsine paraldéhyde. X 3 000

Figure B - Cerveau d'un ver adulte en ponte. Observer quelques cellules vacuolisées. Région postérieure du cerveau. Coloration par le Clark. X 3 000

Figure C - Cerveau d'un ver après six semaines de jeûne. Les cellules I sont vacuolisées. A rapprocher des cellules du type 1 de la Planche 10. Bleu Alcian après oxydation. X 3 000

Figure D - Aspect du cerveau d'un ver après douze semaines de jeûne et qui présente une reprise de la gamétogenèse : CP, cellule phloxino-philes ; vs, vaisseau sanguin. Bleu Alcian après oxydation. X 3 000

Figures E et F - Cerveau en régénération. Trois semaines après l'opération on observe de petites cellules et des neurones différenciés. ca, connectif antérieur ; rp, région postérieure. Coupe sagittale. Bleu Alcian après oxydation. E : X 300 ; F : X 750.



latéro-dorsalement dans le cerveau. La coupe frontale (Pl. 7, Fig. A), montre, à droite, les neurones et les cellules de régénération et, à gauche, les premières cellules neurosécrétrices qu'il est encore impossible de déterminer en microscopie optique. Il semble bien que les types 1 et 2 soient déjà présents à ce moment.

L'appareil génital a l'aspect que nous avons décrit précédemment trois semaines après l'ablation du cerveau : ovaire garni d'un corps d'involution, spermatogenèse réduite à la présence de gonies et de spermatozoïdes. Une semaine après la reprise de la nutrition, le nombre de neurones différenciés augmente, il reste encore beaucoup de cellules de régénération et le nombre de cellules neurosécrétrices n'a guère changé. A ce moment, la spermatogenèse se déclenche à nouveau et on trouve dans les vésicules séminales, outre les gonies, de nombreux groupes de spermatocytes I en méiose parmi les spermatozoïdes qui n'ont pas encore été expulsés (Pl. 7, Fig. B). Les méioses apparaissent également dans le coelome. Au niveau des ovaires on observe un début de pénétration de nouveaux ovocytes dans la gaine. Les ovisacs commencent à grossir et à s'irriguer.

Les vers fixés deux semaines après la reprise de la nutrition présentent dans le cerveau les quatre types de cellules : bleu violet, vert, violet pâle et rouge (Pl. 7, Fig. C et Pl. 8, Fig. B). La spermatogenèse est plus abondante et de gros oeufs remplissent la gaine ovarienne (Pl. 7, Fig. D). C'est à ce moment que nous trouvons des oeufs dans l'ovisac. Ce dernier est fortement irrigué (Pl. 8, Fig. A).

Chez le ver qui recommence à pondre, on retrouve dans le cerveau les 4 types de cellules neurosécrétrices caractérisant les vers pondants. Deux de ces types cellulaires ont été décrits par HERLANT-MEEWIS sous les noms de cellules 1 (colorées en bleu violet par la technique du Bleu Alcian, Hémalun, Phloxine) et de cellules 2 (colorées en vert par la même technique). Récemment un troisième type (type 3) s'est révélé uniquement au moment de la puberté lors du départ de la spermatogenèse et de l'entrée des ovocytes dans la gaine terminale de l'ovaire (HERLANT-MEEWIS, communication personnelle).

Les cellules de type 3 persistent jusqu'à la maturité sexuelle du ver ; chez l'individu pondant elles sont particulièrement volumineuses. Elles sont situées à l'arrière et dans les régions latérales, mélangées avec les cellules 1 et 2 (Pl. 8, Figs C et D).

Planche 7

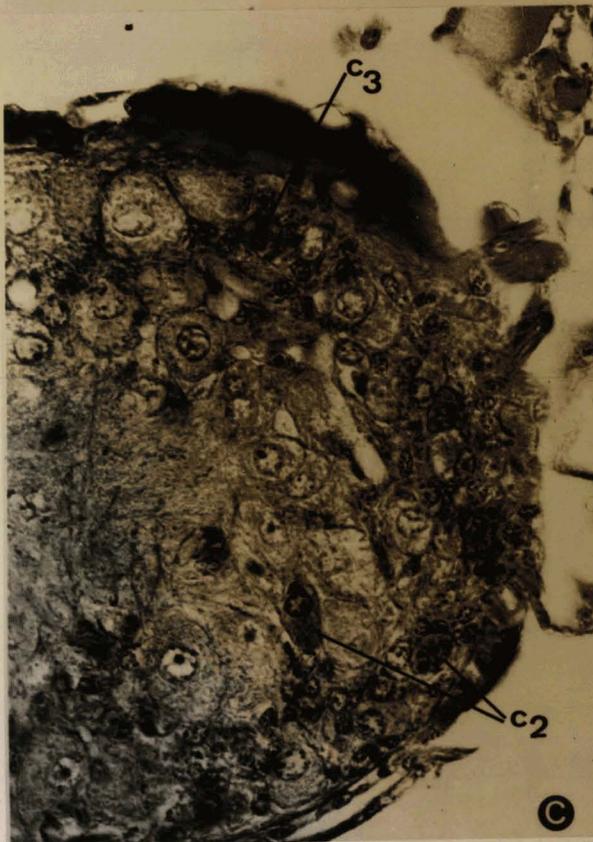
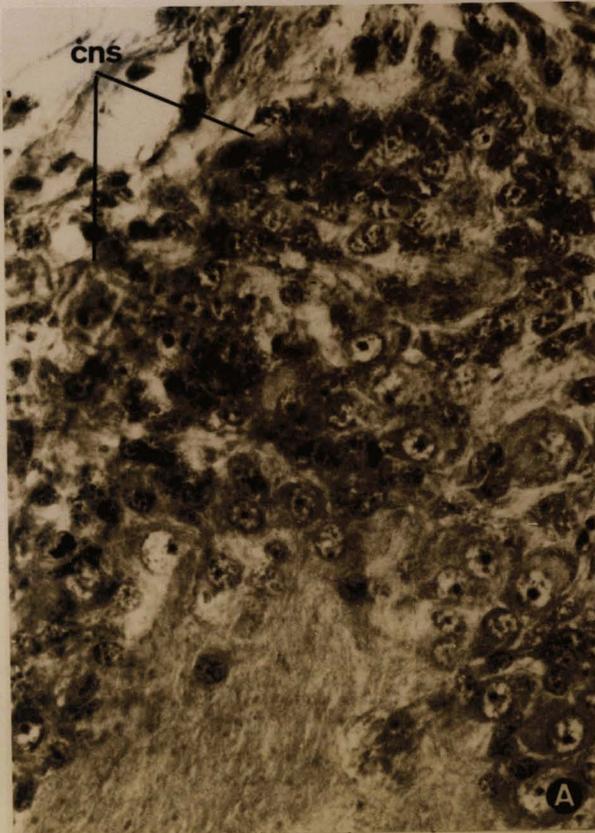
Colorations par le Bleu Alcian après oxydation.

Figure A - Cerveau en régénération, trois semaines après décérébration, on observe déjà latéralement la présence de quelques petites cellules périphériques qui se colorent par le Bleu Alcian après oxydation et qui représentent vraisemblablement les premières cellules neurosécrétrices (cns). Coupe sagittale. X 750

Figure B - Aspect de la vésicule séminale d'un ver qui a régénéré le cerveau et a été nourri pendant une semaine. Remarquer la présence de spermatocytes I (C I) en méiose.
s, spermatogonies ; sz, spermatozoïdes. X 750

Figure C - Ver opéré et fixé deux semaines après la reprise de l'alimentation. Observer les cellules du type E et 3. X 750

Figure D - Ovaire du même ver que sur la figure précédente. De gros oeufs remplissent la gaine ovarienne.
od, oviducte ; po, petit oeuf ; pos, pavillon de l'ovisac.
X 300



Un ver qui avait déposé des cocons montrait une masculinisation de l'ovaire (Pl. 9, Figs A, B, C). Nous n'avons pas observé d'éléments de la lignée mâle dans la cavité coelomique du segment femelle de cet animal. Les ganglions cérébroïdes renfermaient les éléments neurosécréteurs du cerveau d'un ver normal.

■ 2 - CONCLUSION

Au moment où le ver recommence à s'alimenter nous observons : des neurones déjà différenciés, de petites cellules indifférenciées en division et quelques petites cellules qui se colorent par le Bleu Alcian.

Une semaine après la reprise de la nutrition, on distingue les deux premiers types cellulaires ; à ce moment la spermatogenèse et l'ovogenèse reprennent normalement.

Nous pourrions établir un rapport entre ces deux cellules et les phénomènes du métabolisme et de la gamétogenèse.

Les cellules 3 et 4 apparaissent au moment où nous trouvons des oeufs dans l'ovisac ; vraisemblablement, elles auraient un rôle sur la ponte ovarienne ; elles deviennent (surtout les 3) abondantes chez les vers pondants qui ont le cerveau reconstitué.

Un des vers de cette série présente une inversion sexuelle au niveau de l'ovaire.

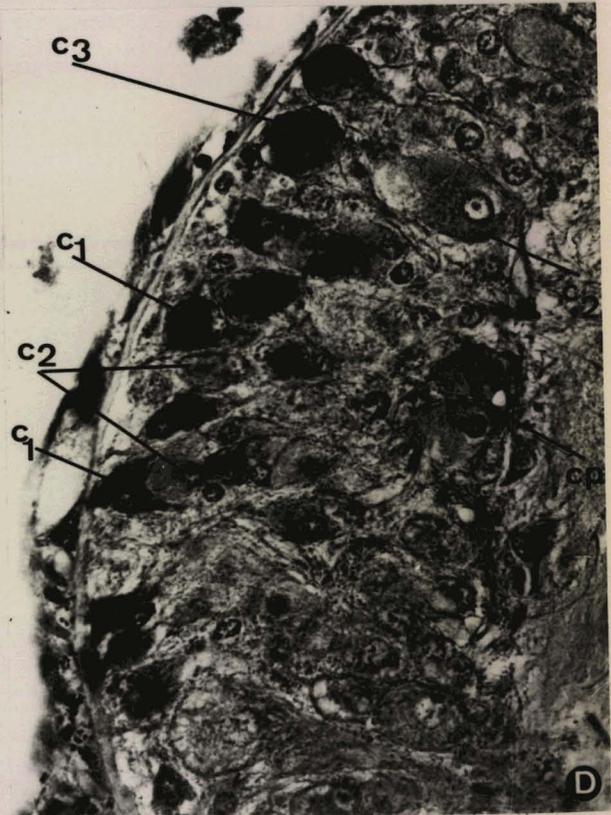
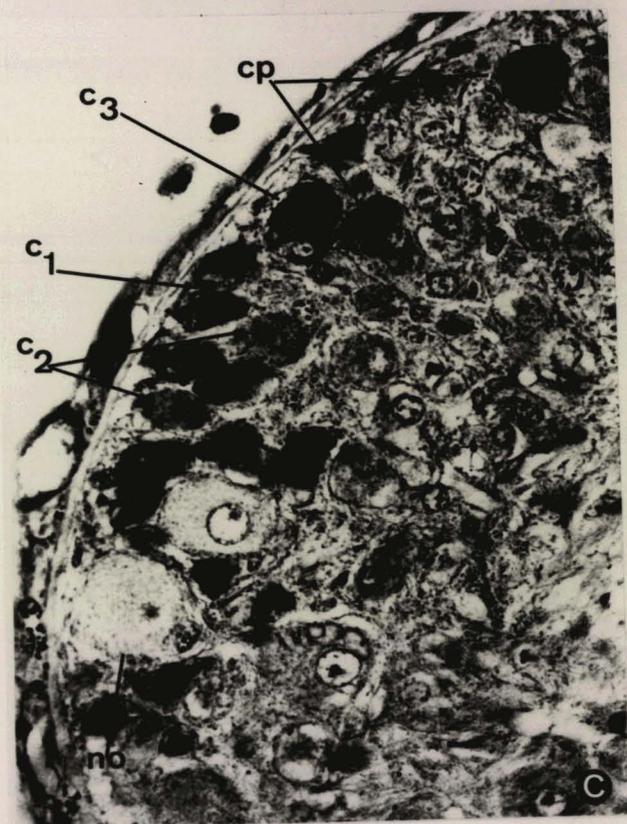
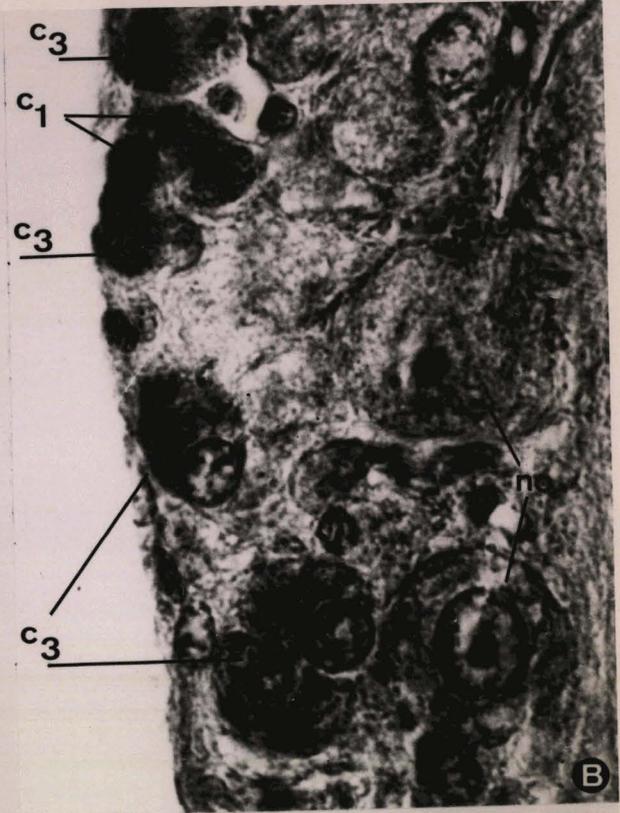
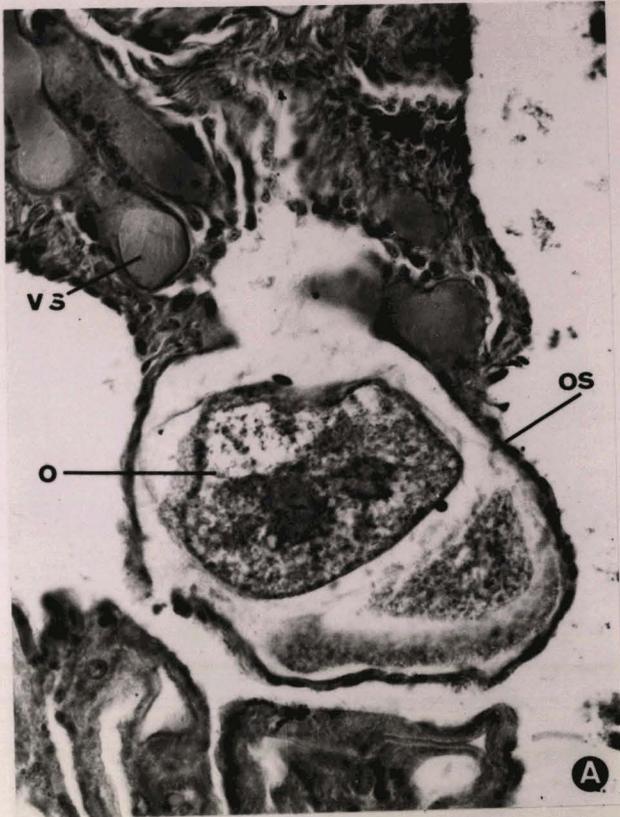
PLANCHE 8

Colorations par le Bleu Alcian après oxydation.

Figure A - Ovisac d'un ver qui a régénéré le cerveau et a été fixé deux semaines après la reprise de l'alimentation. Remarquer la vascularisation de l'ovisac. Reprise de la méiose dans l'ovocyte (il se trouve en métaphase). La membrane du noyau a disparu.
o, oeuf ; os, ovisac ; vs, vaisseaux sanguins. X 1 200

Figure B - Cerveau du même ver que sur la figure précédente. Remarquer la présence de cellules 3 dans le cerveau. X 3 000

Figures C et D - Cerveaux des vers qui ont pondu. Nous trouvons les quatre types cellulaires : C 1 (bleu violet), C 2 (vert), C 3 (violet pâle), CP (cellule phloxinophile). NO, neurones ordinaires. Observer que les cellules 1 sont petites et se trouvent à la périphérie. Région postérieure. X 1 200



Résumé et conclusion de la première partie

Lorsque les vers pondants sont privés de cerveau, ils ne se nourrissent plus. La ponte ovarienne s'arrête instantanément et les caractères sexuels externes, notamment le clitellum, disparaissent.

Les tractus génitaux mâle et femelle entrent en régression parallèlement. Cette régression au niveau de l'appareil femelle se caractérise par l'histolyse progressive des ovocytes en commençant par les plus avancés qui se trouvent dans la gaine terminale et dans l'ovisac. Dans la région proximale, des préméïoses s'arrêtent au stade pachytène. Après 12 semaines le tractus génital femelle apparaît comme celui d'un jeune animal impubère : l'ovaire ne renferme plus d'ovocytes arrivés à leur croissance normale.

Au niveau de l'appareil mâle, on sait que les méïoses s'arrêtent au stade pachytène, tandis que les spermatozytes ayant dépassé ce stade continuent leur évolution jusqu'au stade spermatozoïde (HERLANT-MEEWIS 1959, 1965, 1966 ; SAUSSEY, 1963). Après trois semaines, les vésicules séminales et le coelome ne renferment plus que des gonies et des spermatozoïdes. Après 12 semaines, tous les spermatozoïdes ont été phagocytés par les coelomocytes (BRASIL, 1905) et il ne reste plus dans les vésicules séminales que très peu de spermogonies.

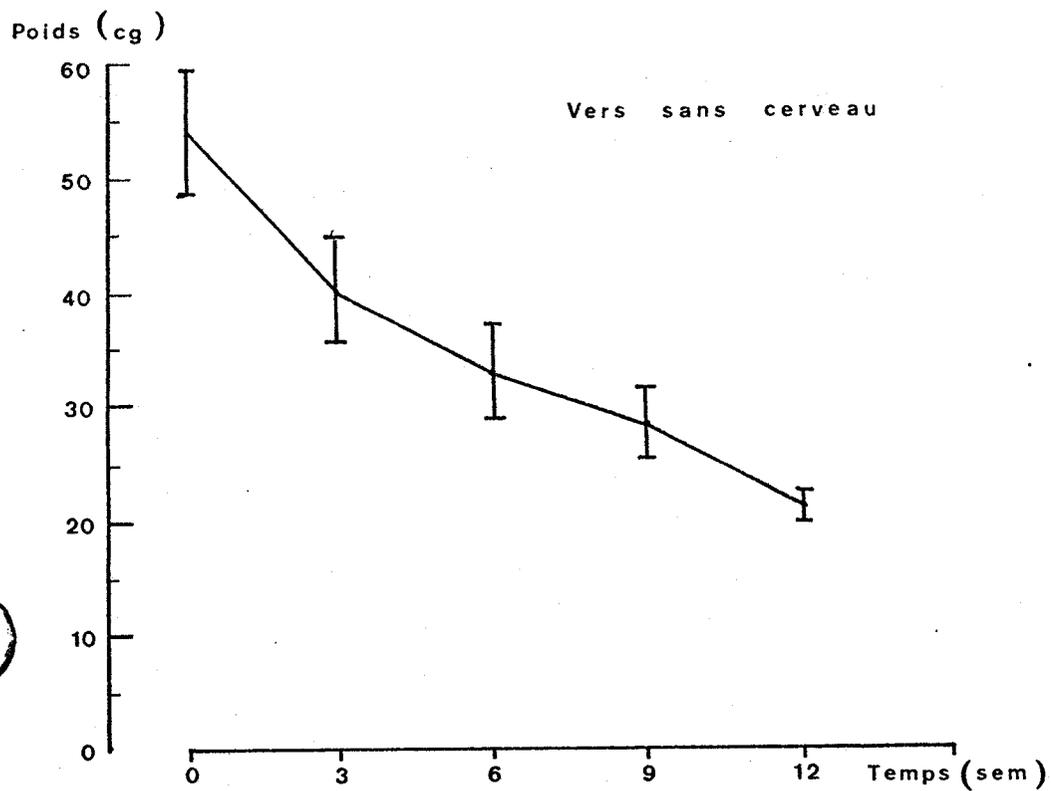
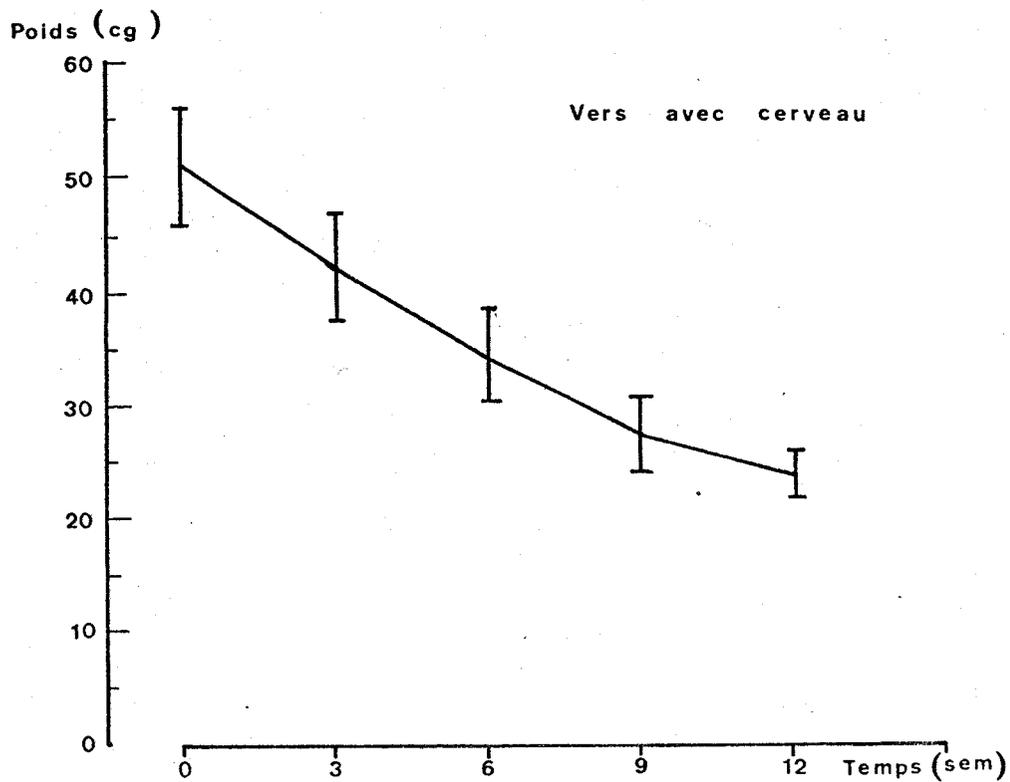
Les pavillons des spermiductes et des oviductes se sont fortement réduits et ils ressemblent à ceux des vers impubères, chez lesquels la gamétogenèse n'a pas débuté.

Lorsque les vers pondants non opérés sont mis au jeûne, au cours des premières semaines on observe les mêmes phénomènes mais ils sont plus lents. Après trois semaines les ovaires ont commencé leur dégénérescence, mais il peut encore exister un ovocyte non histolysé dans la gaine de l'ovaire (Pl. 3, Figs E et G).

Dans les vésicules séminales et dans le coelome il existe encore des cellules sexuelles qui n'ont pas atteint le stade définitif de spermatozoïde.

Ce n'est qu'après six semaines environ que nous retrouvons l'aspect que prend le tractus génital des vers privés de cerveau, trois semaines après l'opération.

GRAPHIQUES 1



Poids des animaux soumis au jeûne.

En ordonnée : le poids en cg.

En abscisse : la durée du jeûne, en semaines.

Mais ce qui distingue les deux catégories, c'est l'évolution ultérieure de l'appareil génital, tant mâle que femelle. En effet, lorsque les vers mis au jeûne conservent leur cerveau, ils restent capables de reprendre partiellement une activité sexuelle. Quoiqu'ils restent à jeun, on observe un nouveau départ de la spermatogenèse et de l'ovogenèse, vers la neuvième semaine.

On pourrait attribuer ce phénomène conjointement à un nouvel apport alimentaire dû à la phagocytose des éléments du pavillon mâle, phénomène métabolique auquel le cerveau participerait.

Les vers décérébrés et non décérébrés ont été placés dans les mêmes conditions ; d'une manière générale, ce phénomène de réactivation de l'appareil génital en l'absence de toute nourriture ne se produit qu'en présence du cerveau. Dans un cas, nous l'avons observé sur un ver de six semaines après ablation du cerveau au moment de la mise au jeûne, et réablation trois semaines après l'opération. Il est vraisemblable que dans ce cas la deuxième opération n'a été que partielle et que le cerveau était régénéré au moment de la réactivation de l'appareil génital.

Les vers mis au jeûne, avec cerveau ou sans cerveau, ont une même diminution de poids ; nous croyons que le cerveau n'aurait pas d'influence sur les poids des vers soumis au jeûne (Graphiques 1 et Tableau 2).

Tableau 2 - Vers soumis au jeûne

(Vers)	(Pds initiaux)	(3 semaines)	(6 semaines)	(9 semaines)	(12 semaines)
()	(en cg)	()	()	()	()
(Sans)	(54,8 ± 12,75)	(40,1 ± 9,2)	(33,7 ± 8,55)	(29,1 ± 5,9)	(21,1 ± 2,19)
(cerveau)	()	()	()	()	()
(Avec)	(51 ± 10,25)	(42 ± 9,05)	(34,3 ± 7,85)	(28 ± 7,75)	(24,2 ± 3,75)
(cerveau)	()	()	()	()	()

Comparées 2 à 2 par le test de "t Student", les moyennes ne diffèrent pas significativement entre elles.

Les ganglions cérébroïdes conservent, après trois semaines de jeûne, les 4 types cellulaires ; après six semaines, seuls les types cellulaires 1 et 2 restent présents.

Les vers qui manifestent une reprise de la gamétogenèse, présentent dans leur cerveau les 4 types cellulaires ; ceux qui ont une poursuite de la dégénérescence renferment seulement les deux premiers types cellulaires. A première vue nous pourrions penser que les cellules 3 et 4 pourraient intervenir dans la gamétogenèse mais cette hypothèse ne semble pas pouvoir être confirmée. Chez les jeunes vers, en effet, la gamétogenèse débute très précocement, à une période où le cerveau ne renferme pas encore les types 3 et 4. D'autre part, lors d'expérience de régénération du cerveau, la reprise des processus de spermatogenèse et d'ovogenèse précède l'apparition de ces types cellulaires. Ces cellules violet pâle et phloxinophiles sont présentes dans le cerveau au moment où nous trouvons des ovocytes dans l'ovisac. Nos observations, faites au cours des expériences sur les séries B et C, nous ont permis de formuler l'hypothèse au sujet d'un rapport entre ces cellules et la ponte ovarienne.

L'influence du jeûne et de la décérébration chez les vers de la série A ne semble pas être complète sur les stades leptotène et zygotène. Il nous semble que de nouvelles gonies doivent encore entrer en mitose réductionnelle sans dépasser le stade pachytène. Le Tableau 3 nous indique combien de stades zygotènes nous pouvons trouver approximativement dans les ovaires des vers des séries A et B (à jeun pendant 9 et 12 semaines) et des vers normaux pondants.

Tableau 3 - Nombre de stades zygotènes chez les vers à jeun et pondants.

	Vers pondants	Vers à jeun avec Cerveau	Vers à jeun Sans Cerveau
Nombre de stades zygotènes	22,4 ± 9,5 (5 cas)	14,4 ± 4,5 (5 cas)	10,4 ± 4,1 (5 cas)

La décérébration et le jeûne n'arrêtent pas complètement les phénomènes de division dans les cellules souches et les gonies.

Nous devons admettre que les anesthésies et les opérations répétées pourraient avoir une influence sur les phénomènes de gamétogenèse, mais ces traumatismes ne se font pas sentir fortement dans le métabolisme général des animaux et même nous avons un cas de reprise de la gamétogenèse dans la série A.

Il est intéressant de rapprocher ces résultats des observations effectuées par d'autres auteurs chez les Annélides en général et Eisenia foetida en particulier :

■ a) Chez les Polychètes, la spermatogenèse est liée à l'hormone cérébrale qui joue un rôle inhibiteur (DURCHON, 1951). En même temps, le cerveau est indispensable au déroulement de la vitellogenèse (CLARK et RUSTON (1963), DURCHON et DHAINAUT (1964), PORCHET (1970), BERTOUT et DHAINAUT (1971), GOLDING (1972)). Si l'influence du cerveau chez les Polychètes est inhibitrice au niveau de la spermatogenèse, il n'en est pas de même chez les Oligochètes. L'ablation du cerveau arrête la spermatogenèse ; dans le cerveau d'un Oligochète il ne peut pas exister d'hormone inhibitrice de la méiose, puisque cette méiose est déclenchée chez le tout jeune individu. Au niveau de l'ovaire les différences sont moins fortes : chez les Polychètes "l'absence hormonale cérébrale n'entrave pas le déroulement cyto- logique normal de la prophase de méiose. Les synthèses d'ADN s'effectuent au même stade et apparamment à la même vitesse qu'en présence d'hormone" (DHAINAUT, 1970). Chez Eisenia foetida, l'absence de cerveau se fait sentir à partir de l'état pachytène, les premiers stades de la pre-méiose, leptotène et zygotène (même s'ils sont moins fréquents) existent toujours ; comme en général la synthèse d'ADN se fait au moment de l'interphase qui précède la mitose et la méiose, nous croyons que, chez Eisenia foetida, cette synthèse se ferait, comme chez les Polychètes, indépendamment du cerveau.

Si l'hormone cérébrale n'est pas nécessaire, chez Eisenia foetida, à la croissance de l'oeuf, elle est cependant indispensable pour que celui-ci puisse accomplir sa maturation complète. Chez les Polychètes Néréidiens, l'hormone cérébrale conditionne en fait la croissance ovocytaire. Le taux d'activité diminue graduellement ; chaque niveau déclenche un nouveau type de synthèse dans l'ovocyte.

■ b) Chez les Hirudinées, HAGADORN (1962) a observé que l'ablation du cerveau a une influence sur le premier stade de l'ovogenèse et que la spermatogenèse est incapable d'atteindre le stade 4. MALECHA (1970 b) en examinant des cultures a constaté que la neurosécrétion cérébrale, chez Hirudo medicinalis, exerce une action stimulatrice sur la spermatogenèse. Les résultats d'HAGADORN et de MALECHA sont, d'une façon générale, à rapprocher des nôtres : l'hormone cérébrale à un rôle stimulateur sur les tractus mâle et femelle.

■c) Chez les Oligochètes, particulièrement Eisenia foetida, HERLANT-MEEWIS (1956/1957) avait émis l'hypothèse de la possibilité d'intervention de phénomènes endocrines dans la reproduction. Plus récemment (1966), elle a admis une intervention possible des cellules neurosécrétrices des ganglions céphaliques, soit comme hormone gonadotrope nécessaire au déclenchement des méioses, soit comme hormone métabolique favorisant le maintien dans le sang du taux de certaines substances nécessaires à la méiose. Cette deuxième hypothèse permet d'envisager une influence indirecte du cerveau sur la gamétogenèse et est pleinement en accord avec notre hypothèse sur la participation du cerveau au phénomène métabolique qui pourrait déclencher la gamétogenèse. Selon RUDE et LINDER (1964), non seulement la méiose est conditionnée par un facteur neurohormonal, mais celui-ci serait d'origine cérébrale. Ces deux auteurs ont débloquent la spermatogenèse chez des Eisenia foetida décérébrés au moyen d'implantations intra-coelomiques de ganglions cérébroïdes prélevés sur des animaux mûrs. SAUSSEY (1963, 1966) a également observé une relation système nerveux-spermatogenèse chez Allolobophora icterica (Sav.) Les résultats d'HERLANT-MEEWIS, RUDE et LINDER, SAUSSEY et les nôtres s'opposent en partie à ceux de CAZAUX (1974) "les vers privés de cerveau ne présentent aucune altération de la différenciation des gonades" et aux résultats de LATTAUD (1975). Ce dernier cultivant des ovaires et des testicules in vitro, en absence de cerveau, a observé que l'ovogenèse et la spermatogenèse se déroulent normalement. CAZAUX (1974) a remplacé le cerveau du ver par une partie de la chaîne nerveuse, "afin que l'obstacle mécanique du greffon empêche la régénération cérébrale d'une part et d'autre part permette la ré-innervation des régions buccale et prostomiale évitant ainsi la paralysie qui entraîne l'inanition". D'après l'auteur, l'ovogenèse n'est jamais affectée. La spermatogenèse peut être interrompue mais "ce phénomène ne semble pas dû à l'absence d'un facteur spécifique d'origine cérébrale". Toutefois il admet que le cerveau agirait dans la spermatogenèse en tant que "facteur régulateur de l'activité métabolique générale". Mais la description du processus d'intégration de la partie de la chaîne nerveuse n'est pas complète ni parfaitement claire. CAZAUX écrit : "le greffon de chaîne nerveuse subit des remaniements importants. Le contrôle histologique montre en effet qu'au bout de 8 à 10 jours, il se forme une masse nerveuse très contractée, mais qui finit par se raccorder au reste du collier oesophagien, lorsque l'expérience réussit". "La ré-innervation des régions antérieures s'est effectuée grâce à des nerfs venant de la chaîne nerveuse greffée et du collier péri-oesophagien". HERLANT-MEEWIS et DELIGNE (1965), HERLANT-MEEWIS (1962), décrivent en détail le

mécanisme de régénération ; pour les auteurs belges, le régénérat recommence au niveau du collier péri-oesophagien et des extrémités du connectif antérieur dans le prostomium. La confluence de ces deux régénérats donnerait naissance aux nouveaux ganglions.

Un de nos vers de la série C (régénération du cerveau), présente après renutrition, une inversion sexuelle au niveau de l'ovaire. HERLANT-MEEWIS (1962, 1966) a observé des anomalies qui se produisaient dans les testicules ; certaines cellules entrent en méïose et évoluent en ovocytes. Le testicule est ainsi devenu un ovotestis. L'ovotestis conserve la morphologie d'un testicule. Nous avons vu précédemment ce même phénomène (Pl. 9, Figs D et E).

SCHOUMACKER (1969) a observé des anomalies chez Eisenia foetida : d'une part, l'apparition de glandes surnuméraires soit mâles, soit femelles, et, d'autre part, la transformation de testicules en ovotestis, chez des animaux normaux ovariectomisés ou ayant subi l'ablation des ganglions cérébroïdes ou une période de jeûne plus ou moins prolongée.

RELEXANS (1970, 1974) a repris ces expériences sur des vers nouveaux-nés ; "lorsque l'inversion sexuelle existe, elle consiste toujours en une féminisation des testicules. Les ovaires ne sont jamais masculinisés".

LATTAUD (1973, 74, 75) arrive aux mêmes résultats : "des testicules évoluent en ovocytes. Les ovaires, en revanche, ne montrent pas de spermatogénèse" ; il conclut : "ces résultats sont en faveur d'une autodifférenciation ovarienne".

Nous savons bien qu'un seul cas sur 30 est un pourcentage très réduit ; néanmoins, comme aucun auteur cité n'a observé de cas de masculinisation, nous croyons intéressant de l'exposer.

LATTAUD a effectué des cultures de gonades in vitro ; les résultats obtenus lui font conclure qu'une substance androgène serait responsable de la lignée mâle ; cette même substance expliquerait l'inversion chez les animaux au moment de la reprise d'activité (spontanée ou consécutive à la renutrition) dans les testicules. Le facteur androgène serait en quantité insuffisante et des cellules germinales testiculaires évolueraient alors en ovogonies.

RELEXANS (1974) réalisant des cultures de vers nouveaux-nés, a obtenu des inversions au niveau de l'ovaire, ce qu'il n'a pas obtenu in vivo. Ces résultats diffèrent de ceux de LATTAUD. RELEXANS explique ces inversions par l'existence de deux potentialités compétitives, somato-dépendantes, dont le rapport de dominance déterminerait la synthèse de deux inducteurs distincts

PLANCHE 9

Colorations par le Bleu Alcian après oxydation.

Figures A, B et C - Ovaire d'un ver qui a subi l'ablation du cerveau et qui a été fixé au moment de la ponte. Observer l'inversion sexuelle de l'ovaire.

cf, cellules folliculeuses ; pg, protogonies ; pm, pré-méiose ; SC I, spermatocyte I ; SC II, spermatocytes II ; Z, zygote.

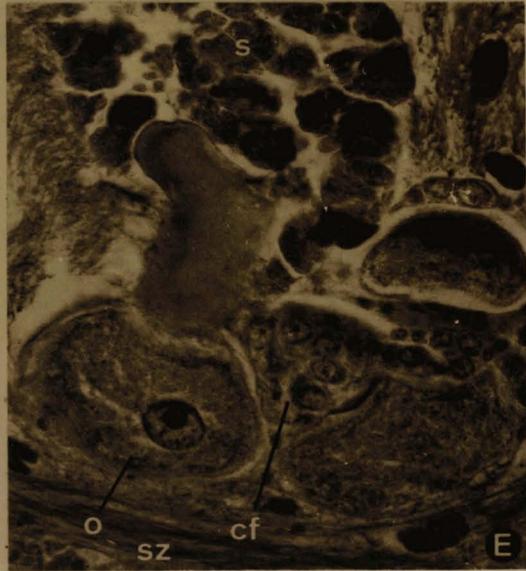
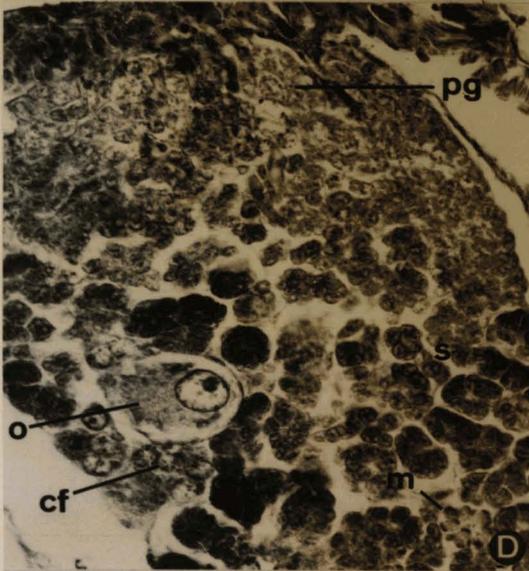
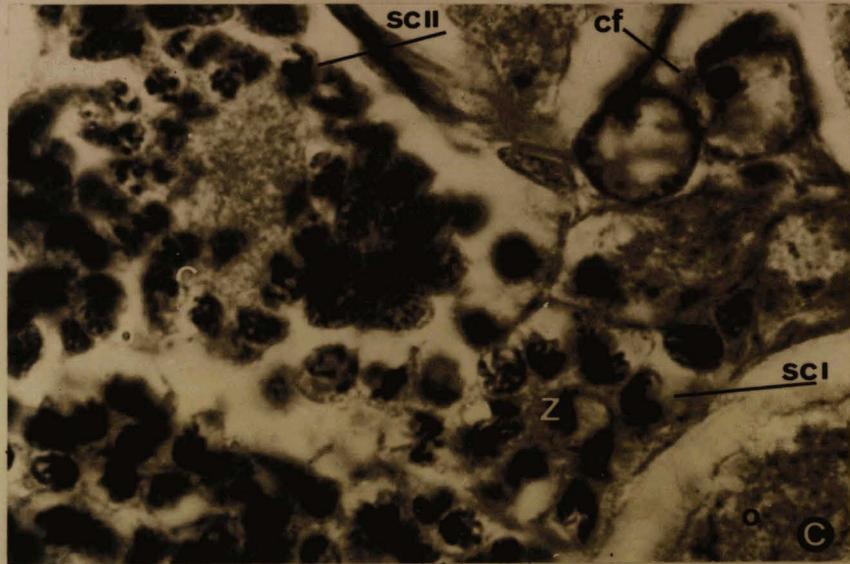
A : X 300 ; B : X 750 ; C : X 3 000

Figures D et E - Ver non décérébré qui a présenté une inversion du sexe mâle. Fixation après six semaines de jeûne.

cf, cellules folliculeuses ; m, métaphase ; o, oeuf ; pg, protogonies ; S, spermatogonies ; SZ, spermatozoïdes.

Remarquer les spermatogonies en métaphase (m).

D : X 750 ; E : X 1 200



BU
VILLE

mâle et femelle. Pour expliquer l'inversion qui survient, in vivo, seulement au niveau des testicules, il admet que la différenciation sexuelle des tissus somatiques femelles devient stable avec l'âge.

Le cas d'inversion du sens femelle en sens mâle que nous avons observé étant unique et aucune expérimentation n'ayant été faite à ce sujet, il est impossible de choisir entre ces deux hypothèses.

DEUXIEME PARTIE

***Etude ultrastructurale des éléments cellulaires des ganglions
cérébroïdes des vers normaux en période de ponte et des
vers mis au jeûne pendant neuf et douze semaines***

CHAPITRE I

Le cerveau des vers normaux

en période de ponte

1 - INTRODUCTION

Bien qu'il soit essentiel d'avoir une terminologie exacte, il convient toutefois de signaler que la plupart des phénomènes biologiques ne peuvent être attachés à des définitions formelles.

Pour faciliter la lecture de notre travail nous allons essayer de définir quelques termes couramment employés en endocrinologie. Il nous semble difficile à la lumière des connaissances actuelles de les définir d'une façon entièrement acceptable par tous les biologistes et surtout d'expliquer les phénomènes liés aux substances d'origine neurosécrétrice. A travers le règne animal, nous trouvons divers types d'intégration chimique qui exercent un rôle important durant les différentes étapes du développement aussi bien chez les jeunes que chez les individus adultes.

Il est impératif de rappeler que certaines théories et interprétations de ces fonctions organiques restent dans le domaine des hypothèses. Par exemple la décharge des substances neurosécrétrices ; les modes de libération de cellule à cellule, de l'axone vers un vaisseau sanguin ou vers une région de stockage, manquent d'informations plus exactes.

HORMONE

Agent chimique élaboré par des groupes cellulaires nommés glandes endocrines et sécrété dans le sang avant de remplir sa fonction. Son action se fait dans une autre partie de l'organisme, sur des organes "cibles" ou des tissus effecteurs spécifiques.

NEUROHORMONES

Elaborées dans les corps (péricaryon) des cellules neurosécrétrices (ou neurones sécréteurs). Éliminées par les axones au niveau d'une aire neurohémale, de cellules endocrines, d'un vaisseau ou d'un neuropile et peut-être même, comme le disent SCHARRER et WEITZMANN (1970), libérées du péricaryon par diffusion d'une cellule à une autre cellule adjacente. Leur action est spécifique et s'exerce soit directement au niveau d'un organe effecteur, soit au niveau d'une glande endocrine et on doit alors la considérer comme une trophine (DURCHON

Même si les cellules neurosécrétrices se présentent comme un lien entre les systèmes nerveux et endocrinien, il peut y avoir des cas où les messages entre les deux systèmes n'exigent pas l'intervention de neurohormones (KNOWLES, 1967).

NEUROHUMEUR

Substance chimique élaborée par les cellules nerveuses (neurones ordinaires), et qui est responsable de la transmission de l'influx nerveux d'un neurone à l'autre et au niveau des jonctions neuro-effectrices (muscle ou glande). L'acétylcholine, la noradrénaline et la sérotonine sont des substances neurohumorales. Ces substances neurohumorales peuvent aussi se trouver dans les cellules neurosécrétrices classiques. La noradrénaline et la sérotonine par exemple, sont trouvées dans les noyaux hypothalamiques. Les substances neurohumorales modifient la perméabilité de la membrane et permettent des échanges entre les milieux extra et intracellulaires (HERMANN et CIER, 1974). Parfois, des médiateurs neurochimiques (adrénergiques) en plus de leur fonction de transmission, bien connue au niveau des synapses, peuvent jouer le rôle de neurohormones. DE ROBERTIS (1962) pour sa part, élargit le concept de cellules neurosécrétrices en suggérant que tous les neurones sont des cellules neurosécrétrices si on les considère au niveau ultrastructural.

2 - RAPPEL DES TRAVAUX ANTERIEURS

L'étude histologique en microscopie électronique des ganglions cérébroïdes des Oligochètes a fait l'objet de quelques travaux : SCHARRER et BROWN (1961 a, 1962b) sur Lumbricus terrestris, AROS et al. (1963) sur Lumbricus terrestris, OOSAKI (1966) sur Eisenia foetida, GERSCH et UDE (1967)

PLANCHE 10

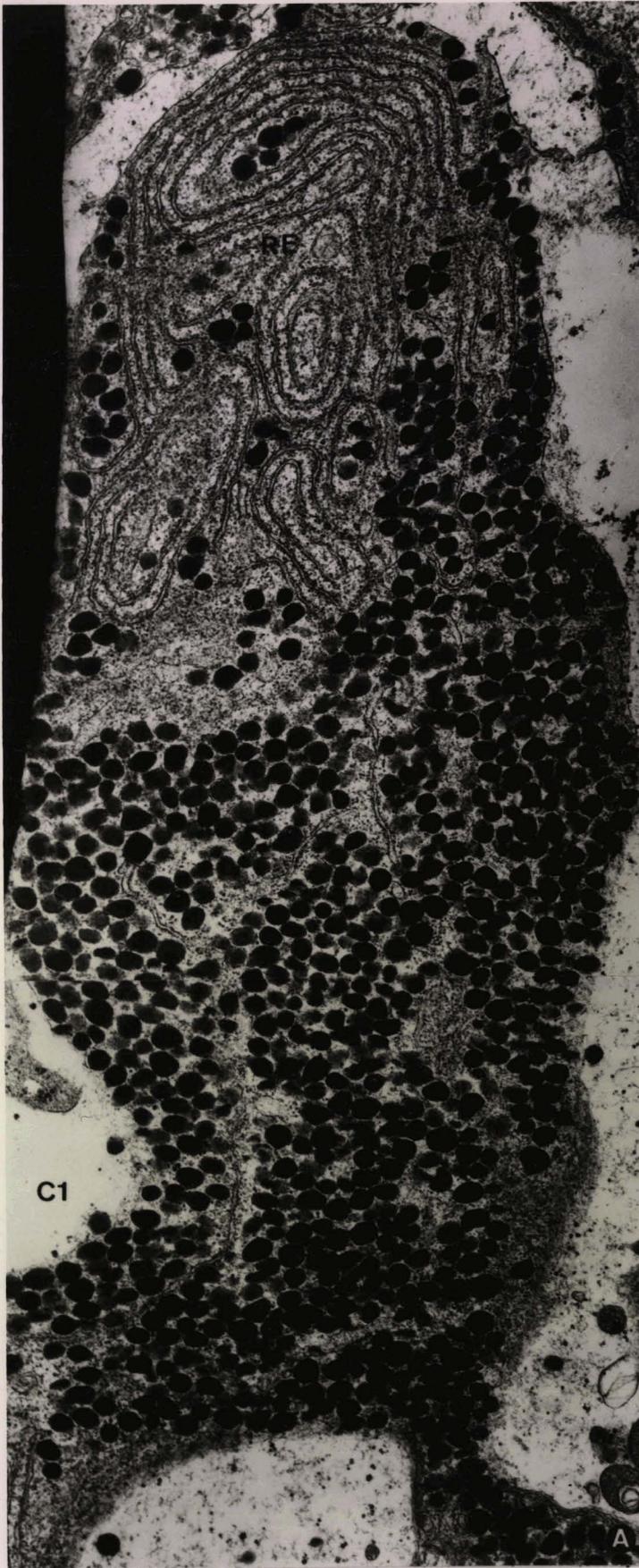
Vers en période de ponte.

Figure A - Cellule 1. Remarquer le réticulum endoplasmique (RE) qui se concentre dans un pôle de la cellule. La cellule a une forme irrégulière, vraisemblablement multipolaire. A rapprocher de la cellule 1 de la Planche 8, Figures C et D. X 28 000

Figure B - Ver en période de ponte au moment de l'opération et qui a été fixé au moment de la reprise de la ponte.

Cellule 1, située à la périphérie du cerveau. Observer le réticulum endoplasmique repoussé contre la membrane cellulaire. Cellule pleine de grains ; les corps de Golgi sont absents ; des corps autophagiques (flèche) sont observables dans le péri-caryon. A gauche de la figure, une Cellule 2. A rapprocher des cellules 1 (bleu violet) qui se trouvent essentiellement à la périphérie du cerveau et sont de forme irrégulière (Pl. 8, Figs C et D). X 28 000

Figure C - Grains de la Cellule 1. Remarquer l'irrégularité des grains entourés par une membrane. Entre celle-ci et le contenu du grain, nous observons un espace clair. X 28 000



sur Enchytraeus, BERJON et MEUNIER (1968) sur Eisenia foetida, TAKEUCHI (1967, 1968) sur Pheretia communissima, GALISSIAN et GIRARDIE (1972) sur Eophila dollfusi, HERLANT-MEEWIS (1975) sur Eisenia foetida. Ces auteurs ont identifié plusieurs types de cellules neurosécrétrices.

OOSAKI (1966) a été le premier à observer le cerveau d'E. foetida au microscope électronique. Cet auteur a essayé surtout de classer les cellules (il a décrit 6 éléments cellulaires) ; il ne détermine par l'âge de l'animal étudié.

BERJON et MEUNIER (1968) ont étudié le cerveau du ver à maturité sexuelle sans décrire l'état fonctionnel des cellules (ils ne font pas de références aux éléments liés à l'activité cellulaire) ; ces auteurs se sont proposés d'examiner surtout les caractères cytophysiologiques des ganglions cérébroïdes dans diverses conditions expérimentales : a) 48 heures après ablation caudale ; b) 7 jours après injection de réserpine.

Plus récemment, HERLANT-MEEWIS (1975) a décrit dans le cerveau du jeune ver, trois types cellulaires qu'elle appelle : C 1, C 2, C 3. Le dernier disparaît à la puberté, selon l'auteur.

Nous nous sommes proposé d'étudier les cerveaux des vers adultes en cours de ponte et l'influence du jeûne sur les cellules neurosécrétrices. Nous avons choisi sept vers parmi ceux qui se sont accouplés et qui ont ensuite déposé des cocons. Trois ont été fixés au moment de la ponte, trois autres ont été mis à jeûner pendant une période de 9 à 12 semaines, puis fixés ; le dernier a été décérébré puis fixé lors de la reprise de la ponte.

3 - TECHNIQUE

Les cerveaux ont été fixés par la Glutaraldéhyde à 3 %, en tampon phosphate 0,2 M (pH 7,3), pendant deux à trois heures à 4°C. Ils ont été ensuite lavés 4 fois dans une solution de sucrose à 75 %, puis postfixés par le tétr oxyde d'Osmium à 2 % dans le même tampon. Après déshydratation et inclusion dans l'araldite, nous avons réalisé, sur ultramicrotomes Porter Blum MT1 et LKB, des coupes frontales successives dans les 2/3 supérieurs du cerveau, en alternant les coupes ultrafines et semi-fines de façon à pouvoir effectuer des observations sur 5 à 8 niveaux différents. Les coupes semi-fines ont été colorées par le Bleu Azur et la Fuchsine selon Gabe. Les coupes ultrafines ont été contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de Plomb et examinées au microscope électronique Siemens Elmiskop 1.

PLANCHE 11

Vers en période de ponte.

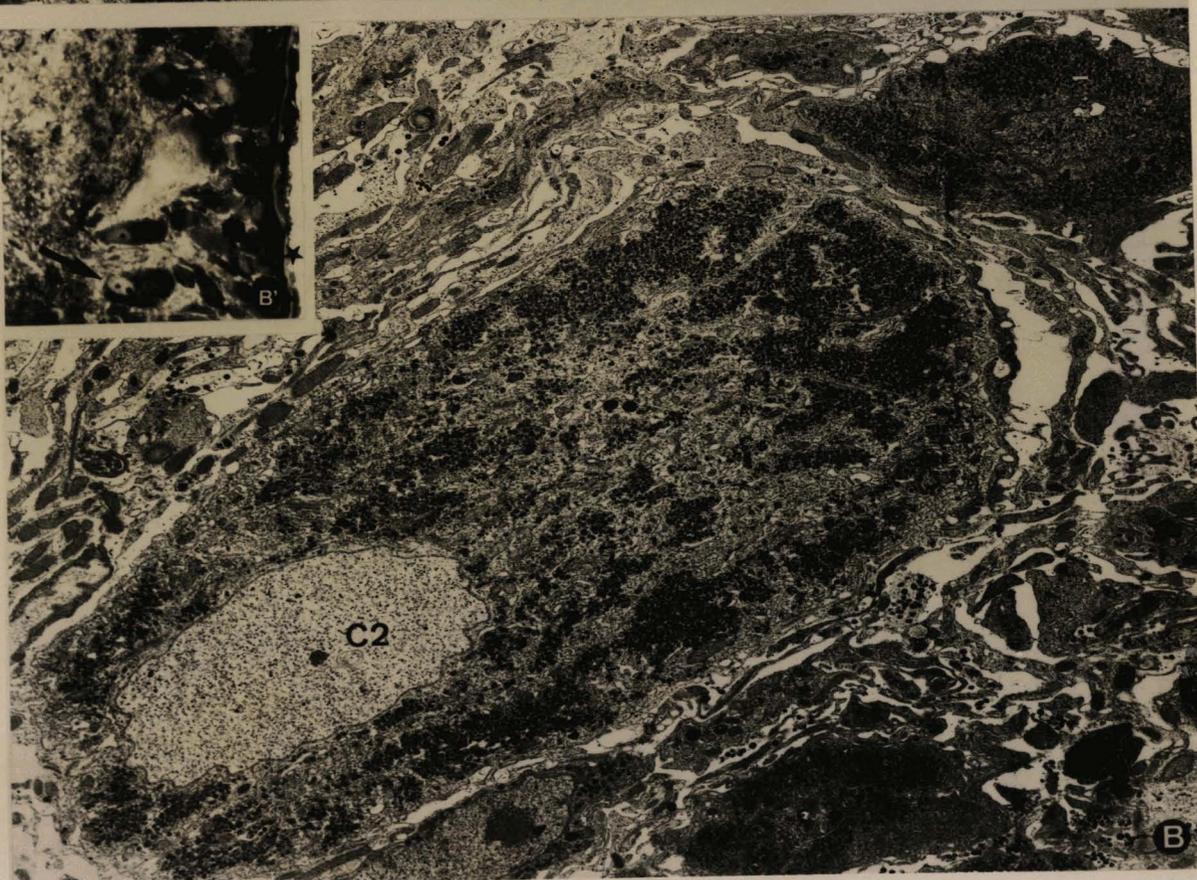
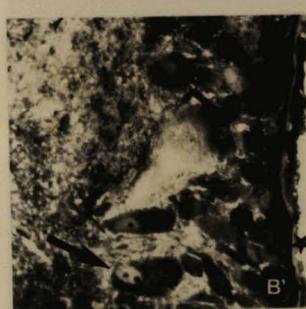
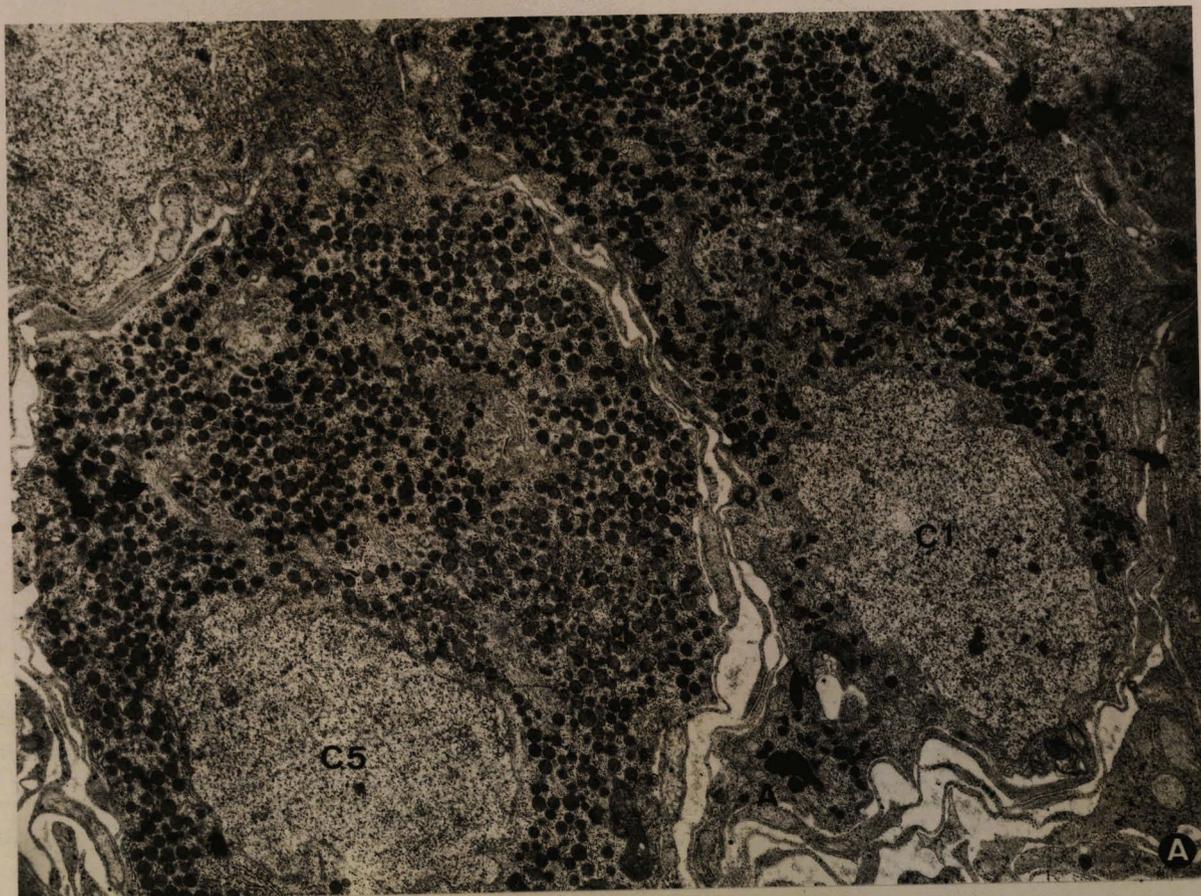
Figure A - Cellules 1 et 5. Les flèches indiquent des corps de Golgi actifs.

X 12 000

Figure B - Cellule 2. Remarquer les grains concentrés en flots. X 6 000

Figure B' - Coupe semi-fine colorée par le Bleu Azur. La cellule de la Figure B est indiquée par une flèche.

* , gaine externe du cerveau. X 300



BU
LIBRARY

Les gonades des vers ont été fixées par le Bouin aqueux acétifié et colorées par le Bleu Alcian, pour contrôle. Les 4 vers qui pondaient au moment de la fixation présentaient des tractus mâle et femelle normaux : cavités coelomiques et vésicules séminales remplies de tous les stades de la spermatogenèse, testicules bien développés, de grands ovocytes dans les manchons distaux des ovaires, des ovocytes dans les ovisacs.

Sur les trois vers mis à jeûner, l'un, fixé à neuf semaines ne montrait aucune reprise de la gamétogenèse ; les deux autres, fixés à 12 semaines, présentaient une reprise de ce processus, avec chez l'un présence d'ovocytes dans l'ovisac droit.

4 - CONTRÔLE HISTOLOGIQUE

Pour la nomenclature des cellules, nous avons pris comme référence les mêmes dénominations que HERLANT-MEEWIS a employées pour les jeunes vers.

* Cellule 1

A rapprocher des cellules 1 en optique (Pl. 8, Figs C et D). Ces cellules sont caractérisées par leurs grains, les plus irréguliers de tous, de densité électronique variable de cellule à cellule, ce qui fait que l'espace clair existant entre leur contenu interne et la membrane limitante n'est pas toujours visible ; le diamètre moyen est de 1 360 Å (Pl. 10, Fig. C).

Le corps cellulaire a une forme très variable. Même quand elles sont allongées, ces cellules peuvent se disposer parallèlement à la gaine externe du cerveau. Le noyau, de contour et de forme très irréguliers n'occupe pas de position fixe dans le cytoplasme. Un gros nucléole est presque toujours visible.

Les mitochondries sont allongées ; leurs crêtes ont une orientation longitudinale. Les corps de Golgi sont formés de plusieurs lamelles. Le réticulum endoplasmique se présente en général de trois manières :

1° - distribution normale dans le péricaryon d'une cellule active (pénétrant un peu partout, présent surtout à la périphérie cellulaire) (Pl. 11, Fig. A) ;

2° - enroulé et repoussé contre la membrane cytoplasmique, dans une cellule pleine de grains avec ou sans corps de Golgi discernable (Pl. 10, Fig. B).

PLANCHE 12

Vers en période de ponte.

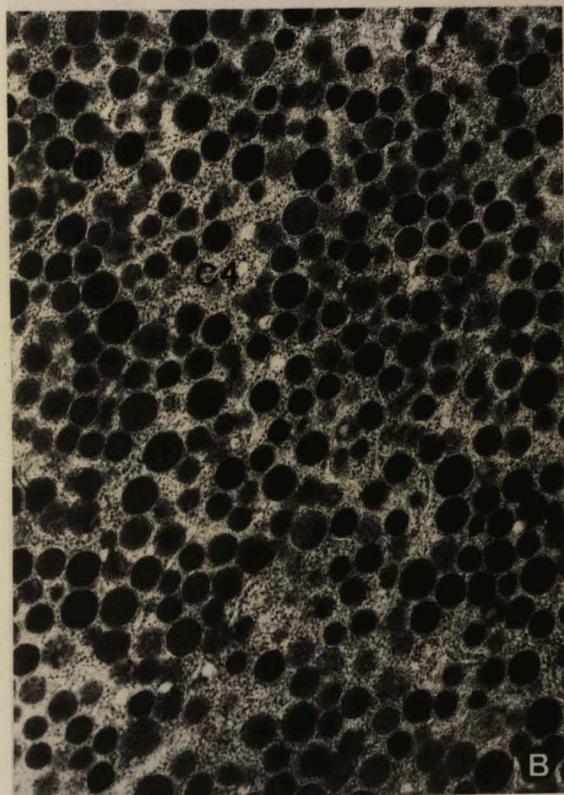
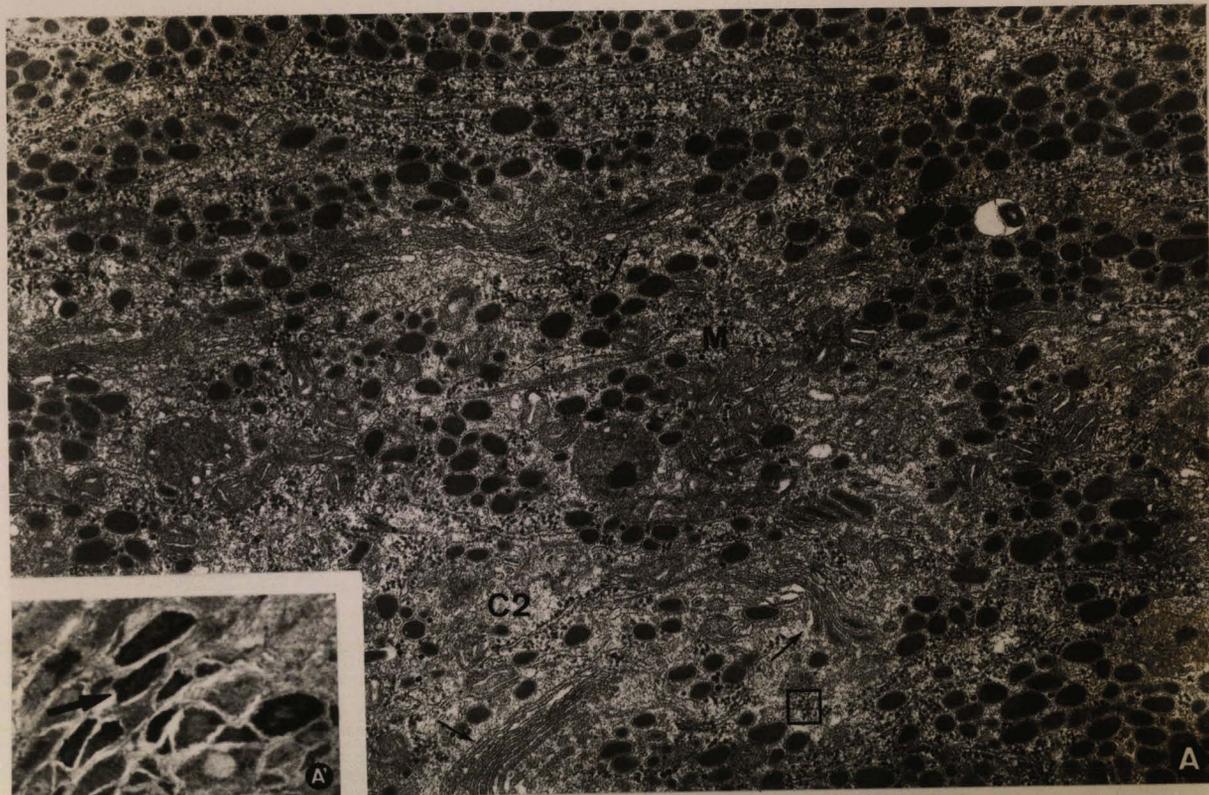
Figure A - Cellule 2. A rapprocher des cellules vertes (C 2) qui se placent en arrière et surtout dorsalement. Remarquer dans le cytoplasme de nombreux corps de Golgi actifs (quelques-uns sont indiqués par des flèches), des ribosomes libres associés en rosettes, le réticulum endoplasmique qui pénètre entre les flots de grains et de nombreuses mitochondries (M). X 28 000

Figure A' - Coupe semi-fine coupée dorsalement et colorée par le Bleu Azur. La cellule de la Figure A est indiquée par la flèche. X 300

Figure B - Grains de la Cellule 4. Observer les densités différentes des grains et leur membrane bien visible. Comparer avec les grains de la Cellule 5 (figure voisine). X 28 000

Figure C - Grains de la Cellule 5.

N, noyau. X 28 000



3° - dans une cellule possédant encore de l'espace dans son péricaryon, mais sans corps de Golgi visibles, il peut être enroulé (ou concentré) dans une des extrémités du corps cellulaire (Pl. 10, Fig. A).

*Cellule 2

Cellules de dimensions variables. Ce sont des cellules très actives et qui semblent avoir un stockage de courte durée. Elles sont rarement pleines de grains comme dans le cas des cellules 5. A rapprocher des cellules dorsales qui se colorent en vert par la technique du Bleu Alcian après oxydation.

Le noyau présente des formes assez variables : rond, allongé, étoilé et dentelé. La chromatine est diffuse ; parfois, un gros nucléole est visible. L'ergastoplasme est formé de doubles lamelles parallèles avec des ribosomes attachés à sa surface externe ; il peut être long ou fragmenté. Il contourne les agglomérats typiques de grains de la cellule (Pl. 11, Fig. B). Les deux autres organites concomitants de l'activité physiologique de ces cellules, les mitochondries et les dictyosomes, sont très abondants. Dans les premières, toujours allongées, l'espace entre les crêtes est très large. Les corps de Golgi, généralement répartis dans tout le péricaryon, sont formés de plusieurs saccules. Les grains de type 2 sont en général petits, irréguliers ; leur forme est souvent allongée et leur diamètre moyen de 1 105 Å (Pl. 12, Fig. A). La densité de leur contenu est homogène et élevée. La membrane qui limite les grains est bien visible et séparée de leur contenu interne par un espace clair sous-jacent. Au fur et à mesure qu'ils se détachent du corps de Golgi ils se réunissent en groupes qui se déplacent vers la périphérie cellulaire. Entre les grains nous remarquons de petits points noirs, vraisemblablement du glycogène.

Il est parfois difficile de faire la distinction entre les cellules 1 et 2.

*Cellule 3

Cellule trouvée par HERLANT-MEEWIS chez le jeune ver et qui disparaîtrait à la puberté. Nous n'avons pas trouvé ce type cellulaire chez nos vers adultes. Pour ne pas rendre plus difficile et plus compliquée la nomenclature des cellules neurosécrétrices du cerveau d'Eisenia foetida, nous préférons ne pas employer cette même dénomination pour deux types cellulaires différents.

PLANCHE 13

Figures A et A' - Ver en période de ponte. Vue d'ensemble de la couche plus proche du neuropile. Les cellules sont séparées l'une de l'autre par du tissu glial. Remarquer les gros corps présents dans le péricaryon ; ceux-ci sembleraient être des corps autophagiques. Ils sont entourés par une membrane vraisemblablement d'origine endoplasmique (flèche).
Cellule 4, à rapprocher de la Cellule 3 (violet pâle) de Planche 8, Figures C et D.
A : X 12 000 ; A' : X 28 000



*Cellule 4

Ces cellules se caractérisent par la présence dans leur péricaryon de grains plus ou moins ronds, de densité différente. Le moins dense aux électrons a une organisation interne granulaire, qui donne l'impression d'une structure réticulaire, et une petite zone claire périphérique, située du côté interne de la membrane limitante. Le diamètre moyen des grains est de 1 500 Å (Pl. 12, Fig. B). Ces cellules correspondent aux cellules 3 (violet pâle) (Pl. 5, Fig. D). Leur noyau peut présenter un gros nucléole. La chromatine est diffuse mais elle peut aussi se concentrer un peu contre la membrane.

Notre micrographie montre une de ces grosses cellules piriformes (Pl. 13). Remarquer les gros corps que nous trouvons dans le péricaryon. Peut-être s'agit-il d'une destruction de l'excédent de sécrétion et de la formation consécutive de corps autophagiques (lysosomes secondaires) qui sont entourés d'une membrane d'origine vraisemblablement endoplasmique (PILGRIM, 1970 ; MAZLIAK, 1975).

*Cellule 5 (Pl. 14, Figs A et B)

Cellule vraisemblablement unipolaire avec son axone dirigé vers le centre du neuropile. Elle est en général piriforme ; son contour est régulier. Le noyau est elliptique et son enveloppe présente un contour irrégulier ; il est le plus souvent situé au pôle axonal mais ce n'est pas la règle générale. La chromatine est diffuse, parfois concentrée en petits amas. Les mitochondries sont allongées ; leurs crêtes ont une orientation longitudinale.

Les corps de Golgi, nombreux et rectilignes, se placent autour du noyau.

Le réticulum, formé de doubles lamelles parallèles, pénètre partout ; parfois il est fragmenté et peut se présenter enroulé. Nous trouvons dans le péricaryon quelques ribosomes libres groupés en rosette.

La figure A de la Planche 14 nous montre une de ces cellules chargée de grains, contenant des corps autophagiques ou lysosomes, le réticulum enroulé au pôle axonal et des dictyosomes actifs. Dans ce même groupe cellulaire, certaines cellules (Pl. 14, Fig. B) sont pleines de grains, possèdent des corps de Golgi encore actifs mais pas de réticulum enroulé ; ce dernier est même très peu apparent. BERN (1962), en citant SCHARRER, pense que le réticulum, apparemment réduit, pourrait être caché par les grains.

PLANCHE 14

Vers en période de ponte.

Figure A - Cellule 5, à rapprocher des grosses cellules vertes (C 2) de la Planche 9, Figures C et D, qui se trouvent latéralement et un peu en arrière du cerveau. Remarquer :

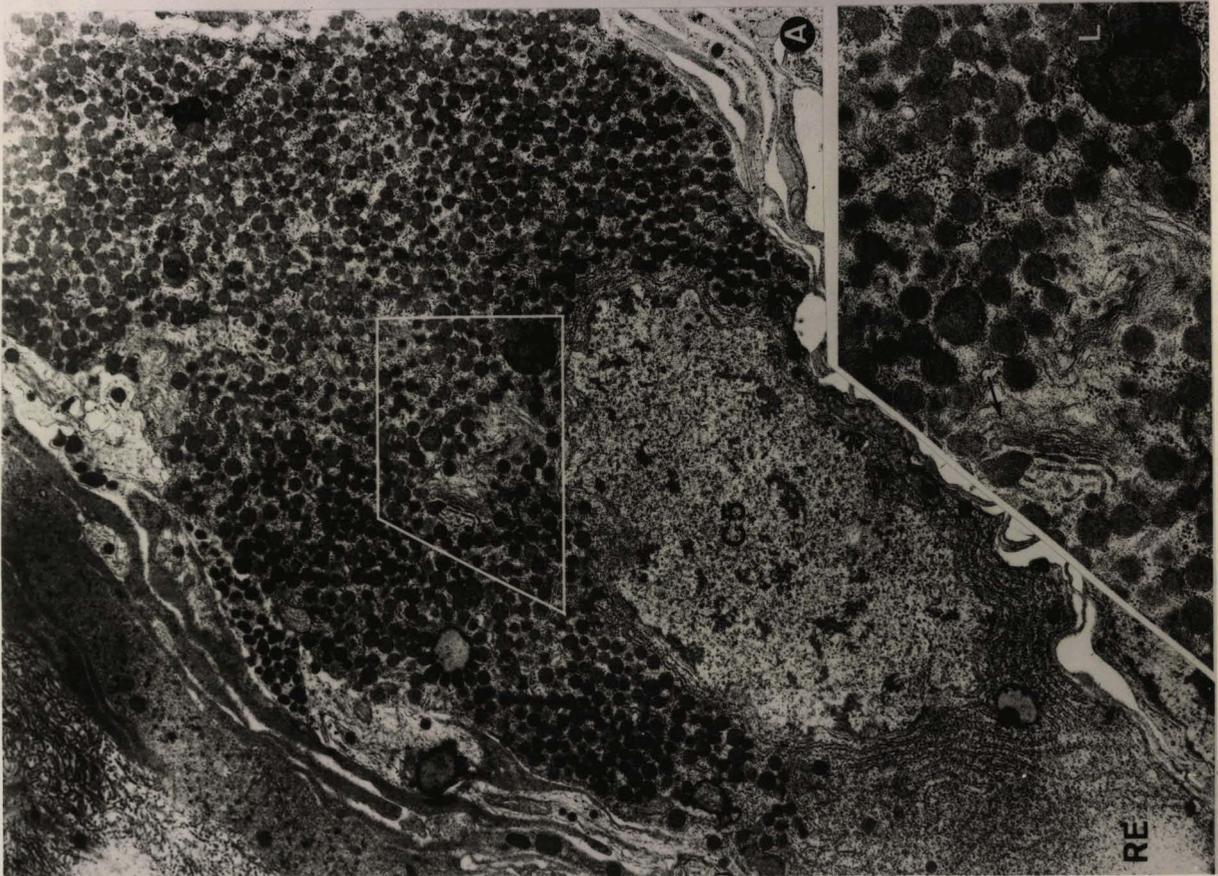
- 1- le réticulum endoplasmique qui se concentre au pôle axonal,
- 2- le corps de Golgi actif et le corps autophagique (lysosome secondaire) entouré par une membrane d'origine endoplasmique (L).

A : X 12 000 ; encart : X 28 000

Figure B - Cellule 5. Observer le grain qui se détache des lamelles golgiennes (flèche).

A, axone ; GC, gaine externe du cerveau.

B : X 8 000 ; encart : X 44 000



Les grains de ce groupe de cellules sont en général ronds, limités par une membrane bien visible (Pl. 12, Fig. C). Ils ont un contenu d'aspect homogène, finement granulaire, de densité moyenne aux électrons, séparé de la membrane par une auréole claire. Leur diamètre moyen est de 1 407 Å. Cellule à rapprocher des grosses cellules vertes postérieures et latérales (Pl. 8, Fig. D).

*Cellule 6

Ces cellules présentent dans leur péricaryon des grains arrondis d'un diamètre moyen de 900 Å ; leur centre, de forte densité électronique, est séparé de leur membrane par un large espace clair ; ces grains ressemblent à ceux décrits par divers auteurs : RUDE (1966), MYHRBERG (1967, 1972), ECHINGER et MYHRBERG (1971), KALE et RAO (1973), chez Lumbricus terrestris et qui après des essais biochimiques et physiologiques (BIANCHI, 1967) ont été considérés comme des grains adrénérgiques. Ces cellules (Pl. 15, Figs A - C) se montrent en général très actives : nombreuses mitochondries, corps de Golgi importants et réticulum endoplasmique abondant. Elles ressemblent aux neurones banaux (cellules b de SCHARRER) décrits par DHAINAUT-COURTOIS (1970), dans le noyau 18 de Nereis pelagica. Parfois on observe de fortes invaginations de la substance gliale dans le cytoplasme de la cellule (Pl. 15, Fig. B). Dans la Planche 16, les grains sont moins denses et moins nombreux. La périphérie est marquée par des invaginations du trophospongium.

LEVI et al. (1966) trouvent des cellules semblables, qu'ils appellent "neurones ordinaires", dans la chaîne nerveuse des Lumbricus. Cette dernière cellule est à rapprocher des neurones ordinaires (Va et Vb) décrits par DHAINAUT-COURTOIS (1968, 1970) dans le noyau ganglionnaire 22 de Nereis pelagica.

Les cellules étudiées seraient vraisemblablement des neurones ordinaires et élaboreraient des "transmetteurs chimiques".

*Cellules b₁ et b₂

Elles correspondent à celles qui ont été décrites par HARMS chez Lumbricus, sous le nom d'organe cérébral. Ce dernier se compose de plusieurs couches de cellules effilées se colorant en rouge par la technique azocarmin - bleu d'aniline. Ces cellules ont été décrites par HERLANT-MEEUWIS (1955) à la base du connectif antérieur sous le nom de cellules b, que nous reprenons ici.

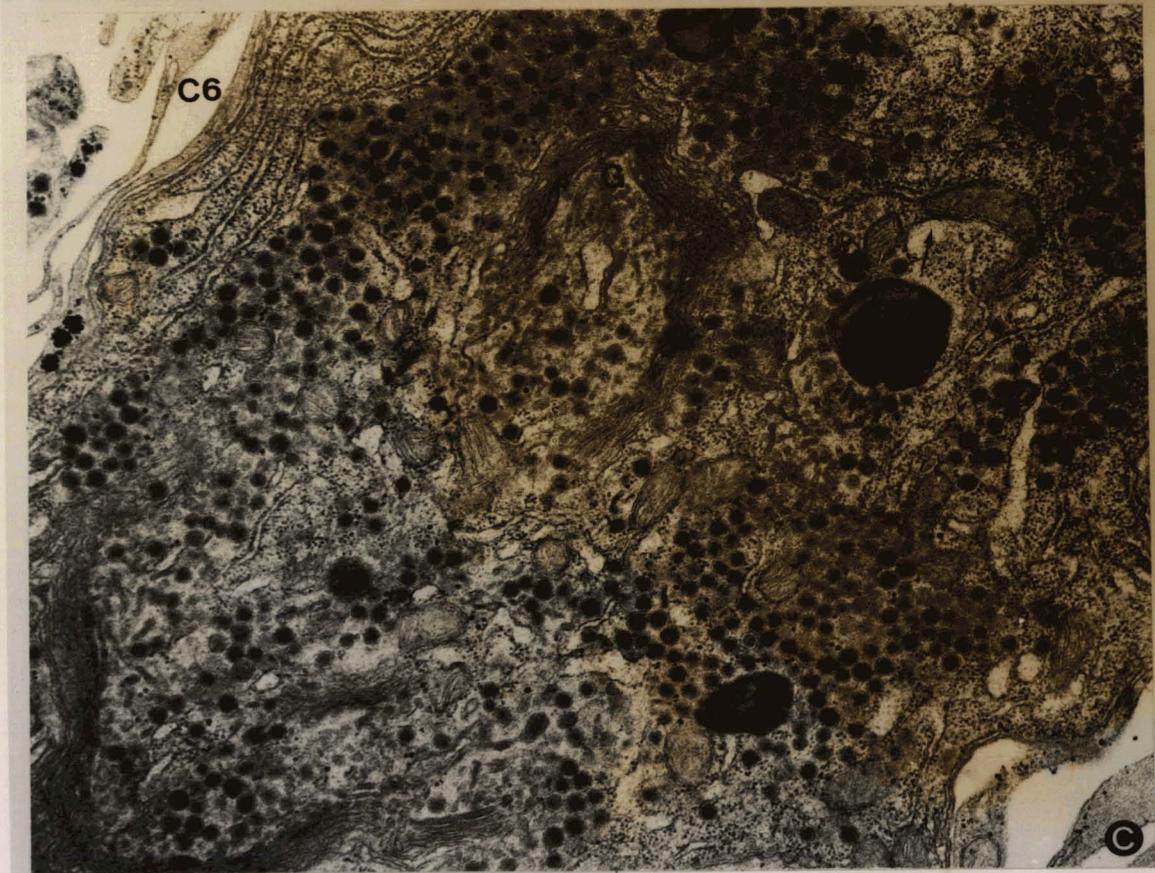
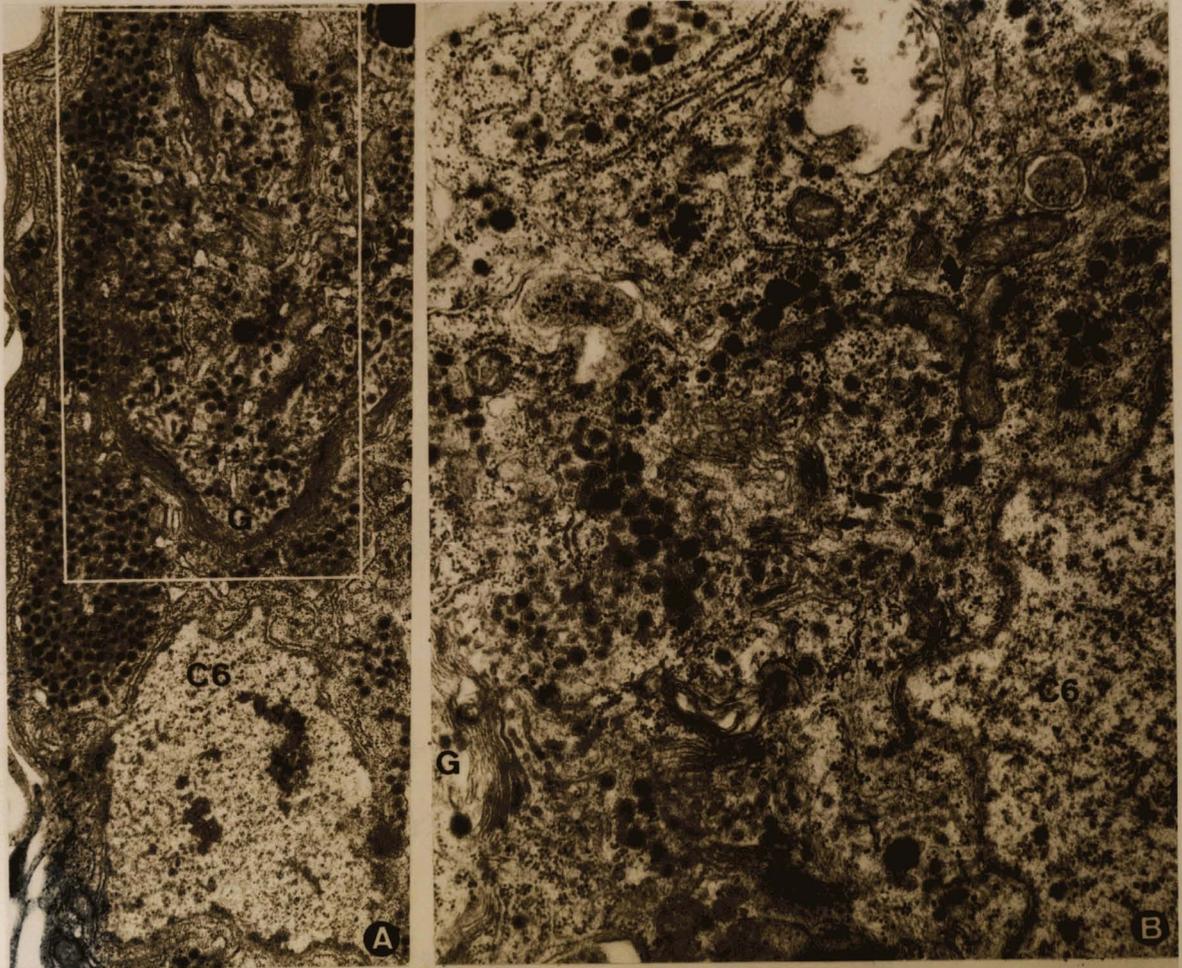
PLANCHE 15

Vers en période de ponte.

Figures A et C - Cellule 6. Neurone ordinaire ("adrénergique") du cerveau.
Observer les corps de Golgi actifs (G) et de nombreuses mitochondries (flèches).

A : X 12 000 ; C : X 28 000

Figure B - Cellule 6. Neurone ordinaire ("adrénergique"). Remarquer l'aspect
des grains qui un diamètre plus petit ; en général l'espace sous-
jacent à la membrane est plus large. X 40 000



Cellule b₁

Elles se caractérisent par des granules ronds et réguliers. Les dictyosomes sont allongés ou en fer à cheval et dans certaines cellules leur activité se remarque par la présence de substances denses dans les cisternes de l'appareil de Golgi (Pl. 17, Fig. B). Le réticulum endoplasmique parcourt toute la cellule sous la forme de quelques citernes parallèles, parfois les membranes endoplasmiques s'écartent et en conséquence il y a formation d'espaces plus larges. Parmi les grains, qui mesurent approximativement 900 Å, on trouve de petites rosettes correspondant vraisemblablement à du glycogène.

Cellule b₂ (Pl. 17, Fig. C)

Elles se trouvent dans la même région, mélangées aux cellules b₁. Elles possèdent des granules plus ou moins allongés et denses aux électrons, qui par leur forme rappellent les grains de la cellule 2 ; ils ont approximativement 900 Å de diamètre. Le réticulum endoplasmique parcourt toute la cellule. Toutes ces cellules sont séparées les unes des autres par de la névroglie (Pl. 17, Fig. A).

■ 5 - CONCLUSION

En conclusion, nous avons observé, en microscopie électronique, sept types de cellules nerveuses dont les caractéristiques sont résumées dans le Tableau 4 et le Graphique 2.

Tableau 4 - Caractéristiques des éléments cellulaires du cerveau d'Eisenia foetida, en microscopie électronique.

TYPE	1	2	4	5	T 6 - N.O.	B 1	B 2
LOCALISATION	Surtout à la périphérie des calottes supérieures	Essentiellement dans la calotte supérieure et un peu dans la partie postérieure du cerveau	Dans la partie postérieure du cerveau et latéralement	Dans la partie postérieure du cerveau et latéralement	A tous les niveaux du cerveau	Points de départ du connectif antérieur	Points de départ du connectif antérieur
CARACTERES DES GRAINS ELEMENTAIRES	Diam. 1 360 Å Très irréguliers	Diam. 1 105 Å Petits et irréguliers, souvent allongés	Diam. 1 500 Å Ronds et grands	Diam. 1 407 Å Bien ronds Contenu finement granuleux	Diam. 900 Å Ronds et large espace clair entre le contenu interne et la membrane	Diam. 900 Å Ronds et réguliers	Diam. 900 Å Plus ou moins arrondis
CARACTERISTIQUES CELLULAIRES	Forte densité	Forte densité	Densité variable	Densité moyenne	Densité variable Taille variable	Contenu dense	Contenu dense
TERMINAISONS AXONALES	Les plus petites et irrégulières Très actives	Taille et forme variable. Très actives Corps de Golgi abondant. Espace entre les crêtes des mitochondries plus large que chez les autres	Piriformes et en général grandes	Piriformes et en général grandes		Effilées	Effilées
	Dans le neuropile	Dans le neuropile	Dans le neuropile	Dans le neuropile	Dans le neuropile	Dans le neuropile	?

PLANCHE 16

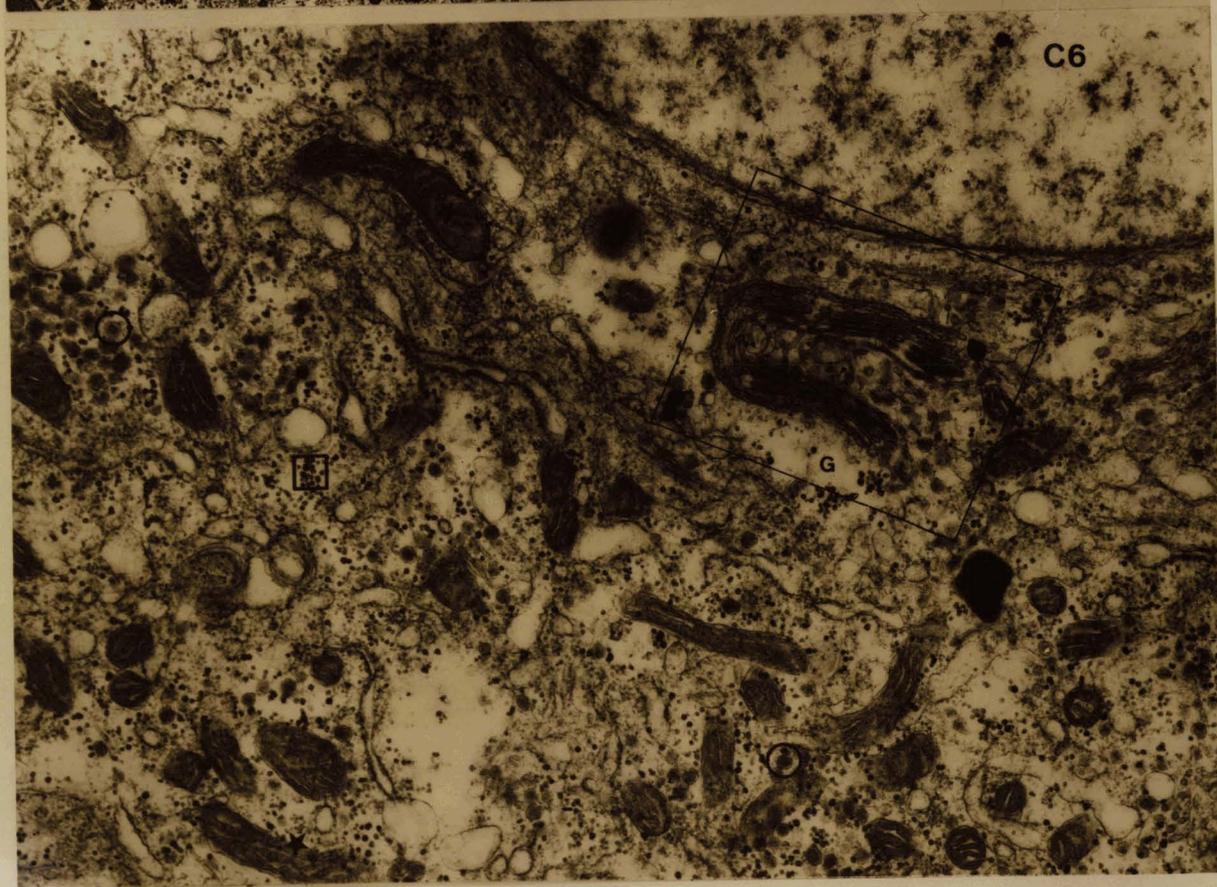
Vers en période de ponte.

Cellule 6. Neurone ordinaire. Remarquer :

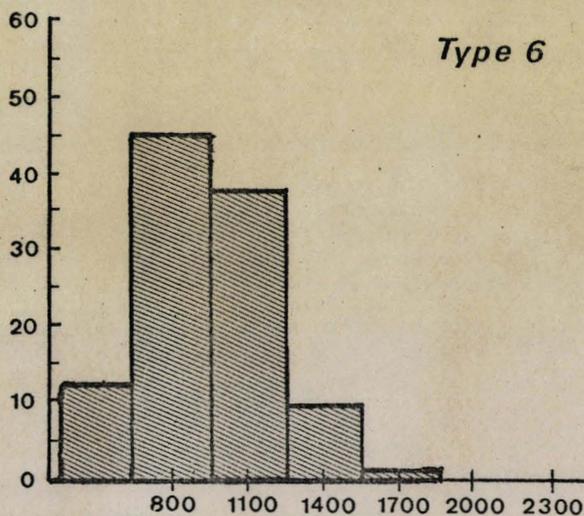
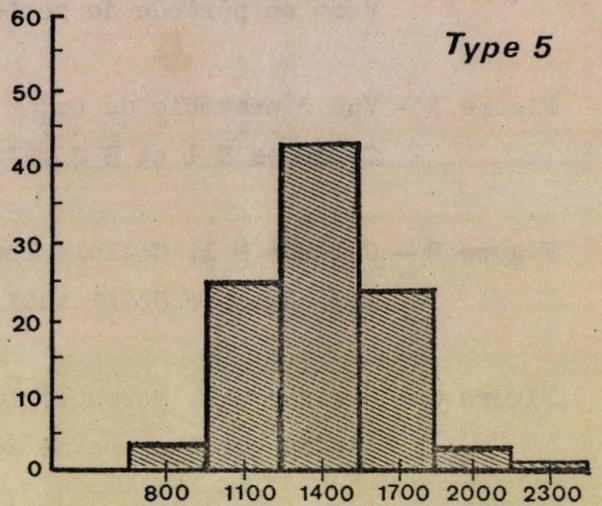
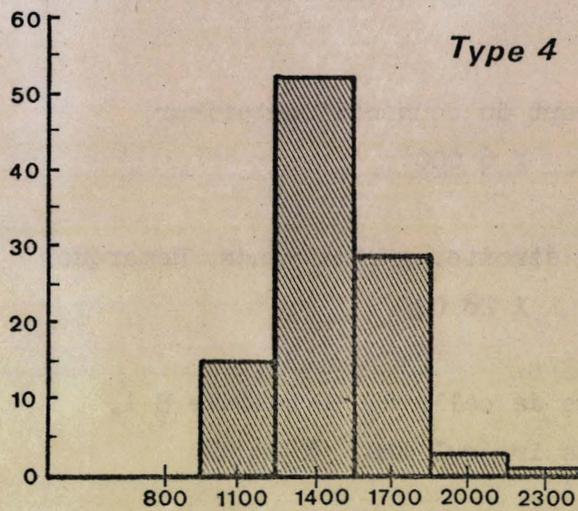
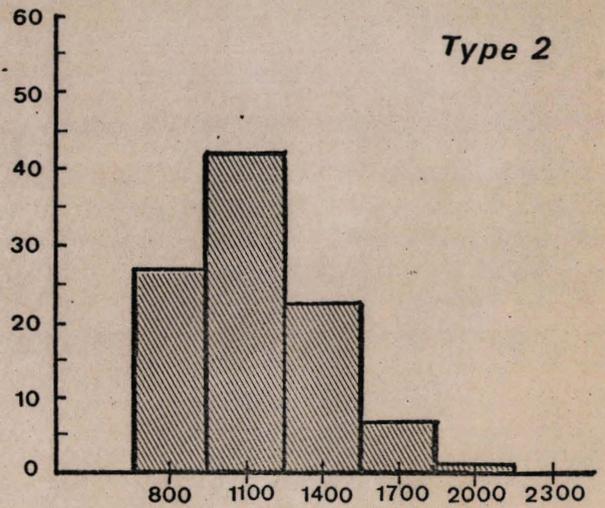
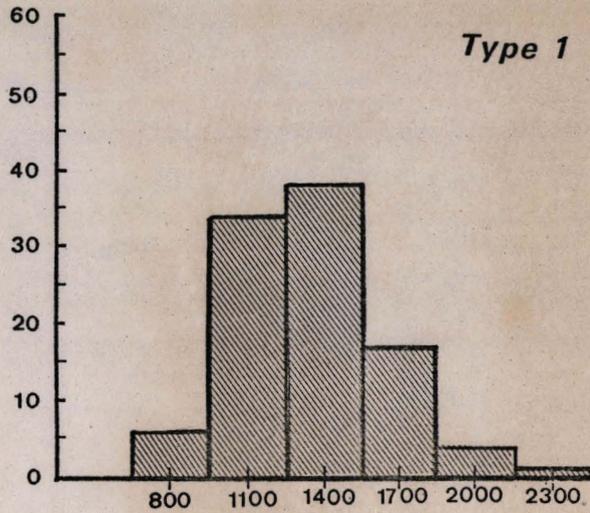
- 1- l'aspect moins dense des grains ○. Comparer avec la cellule 6 de la Planche 5 ;
- 2- le corps de Golgi actif (G), de nombreuses mitochondries (étoile) et vraisemblablement du glycogène □ ;
- 3- les invaginations du trophospongium (flèche).

Photographie supérieure : X 8 000.

Photographie inférieure : X 28 000.



GRAPHIQUE 2



Types de grains	Nb de grains mesurés	Moyenne des grains
1	1800	1360Å ± 178Å
2	2000	1105Å ± 104Å
4	600	1500Å ± 67Å
5	2600	1407Å ± 108Å
6	600	900Å ± 76Å

Comparées deux à deux par le test "t Student", les moyennes diffèrent significativement entre elles.

Graphiques présentant la distribution des diamètres des coupes de 5 types de grains observés dans le péricaryon des cellules neurosécrétrices du cerveau.
 En abscisse, la fréquence relative
 En ordonnée, le diamètre des coupes des grains en Å.

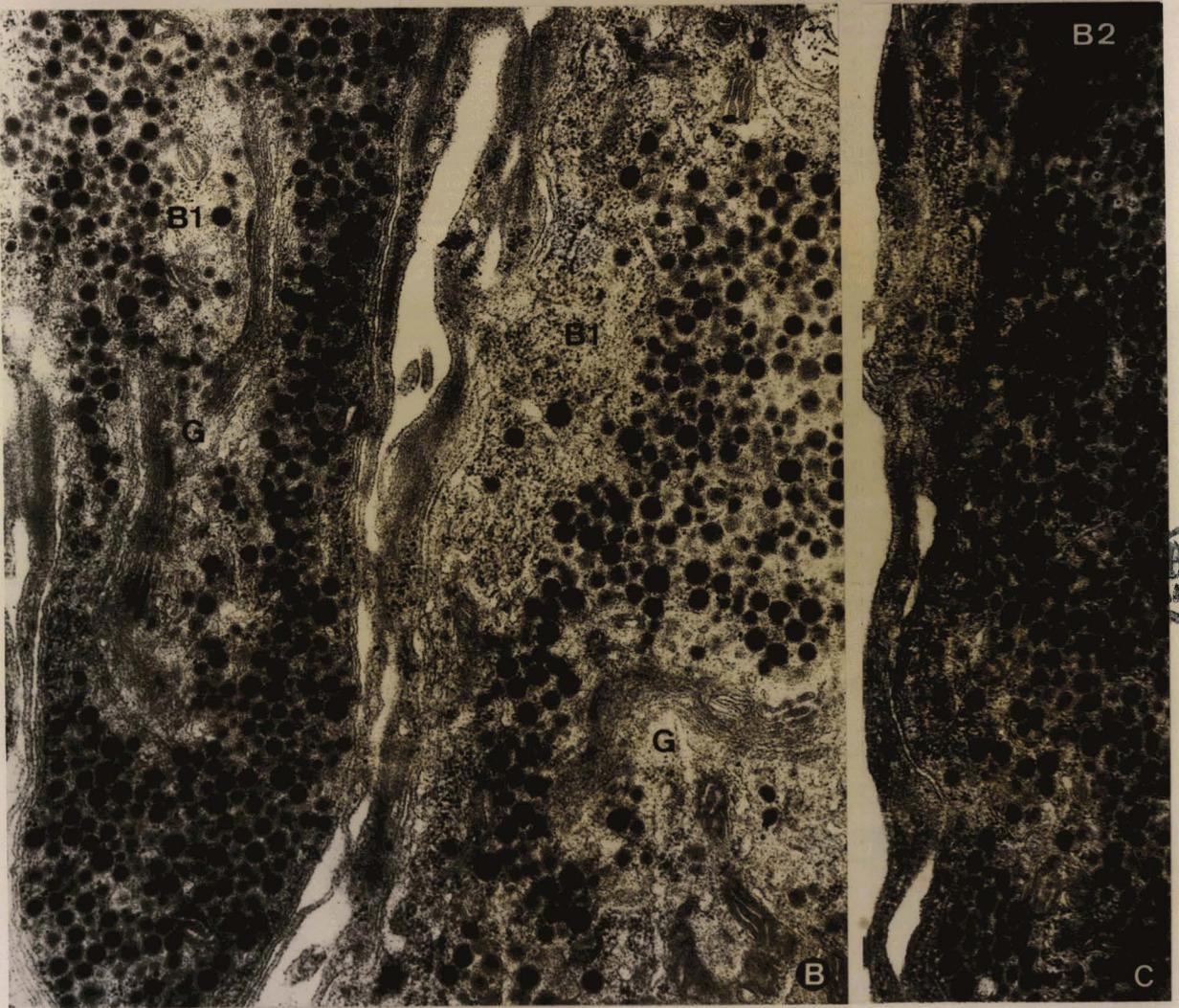
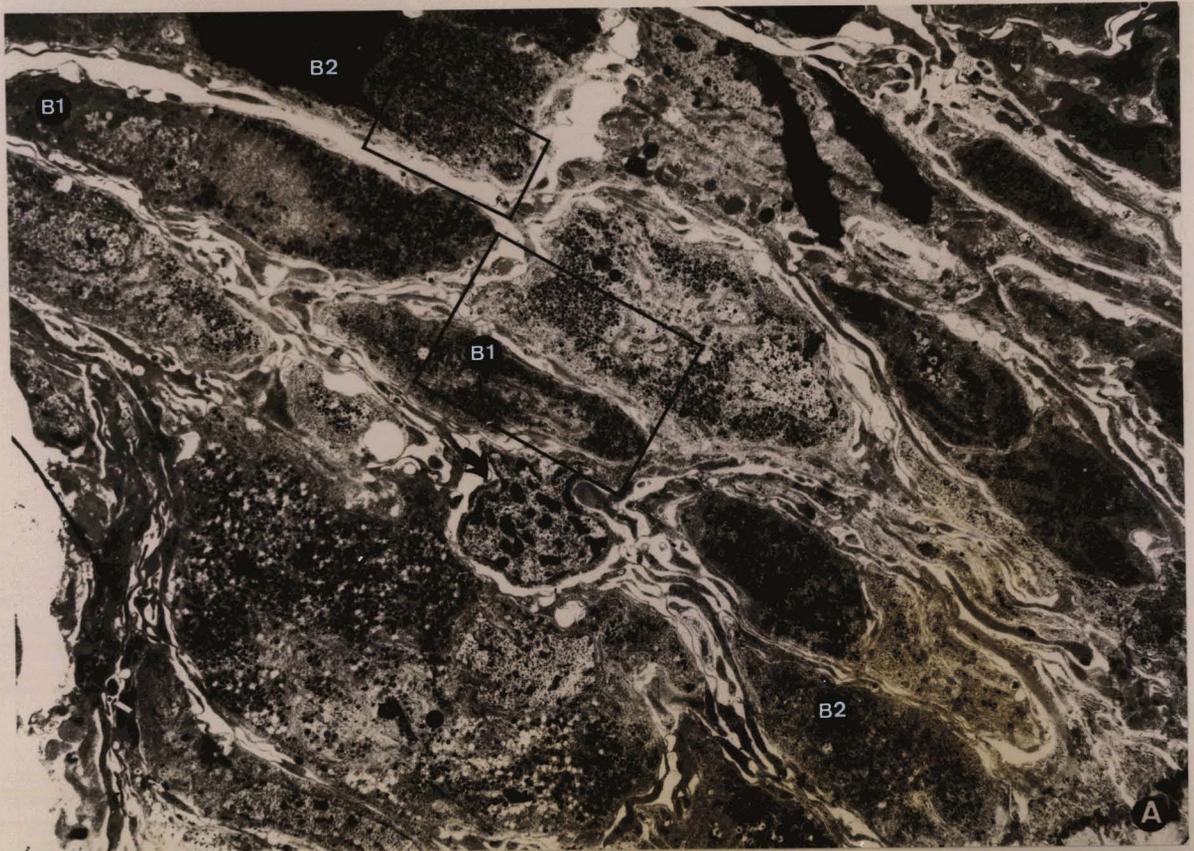
PLANCHE 17

Vers en période de ponte.

Figure A - Vue d'ensemble du point de départ du connectif antérieur.
Cellules B 1 et B 2 mélangées. X 6 000

Figure B - Cellule B 1. Cellule longue et étroite, grains ronds. Remarquer
les corps de Golgi actifs (G). X 28 000

Figure C - Cellule B 2. Morphologie proche de celle de la cellule B 1,
tandis que les grains sont plus irréguliers. X 28 000



CHAPITRE II

Le cerveau des vers mis au jeune

pendant neuf et douze semaines

Chez les vers mis à jeûner, nous avons observé les mêmes types cellulaires que ceux rencontrés dans le cerveau des vers pondants. Nous n'avons pas repéré les cellules du point de départ du connectif antérieur.

- CONTRÔLE HISTOLOGIQUE

* Cellule 1

Dans les différents niveaux du cerveau que nous avons étudiés, chez les vers fixés à 12 semaines (vers qui ont eu une reprise de la gamétogenèse), ce groupe cellulaire est présent. Dans beaucoup de cas, les dictyosomes sont actifs élaborant des grains (SCHARRER et BROWN, 1961), les mitochondries sont nombreuses (Pl. 18, Figs C-D). C'est le type cellulaire qui paraît le moins touché par le jeûne. Quand le péricaryon présente une relative quantité de grains, le réticulum se dispose surtout à la périphérie. Parmi les exemples analysés, que la cellule soit active ou inactive, jamais nous n'avons trouvé de cellule avec le réticulum enroulé comme chez les vers pondants. Les noyaux sont ronds et parfois grands. Sur la Fig. A de la Pl. 18, nous pouvons comparer la taille du noyau par rapport au cytoplasme. Cette cellule ne montre pas de corps de Golgi ; le réticulum est encore présent à la périphérie de la cellule et autour du noyau. Les grains présents dans l'axone laissent supposer qu'ils sont éliminés. Vingt-huit cellules ont été analysées.

PLANCHE 18

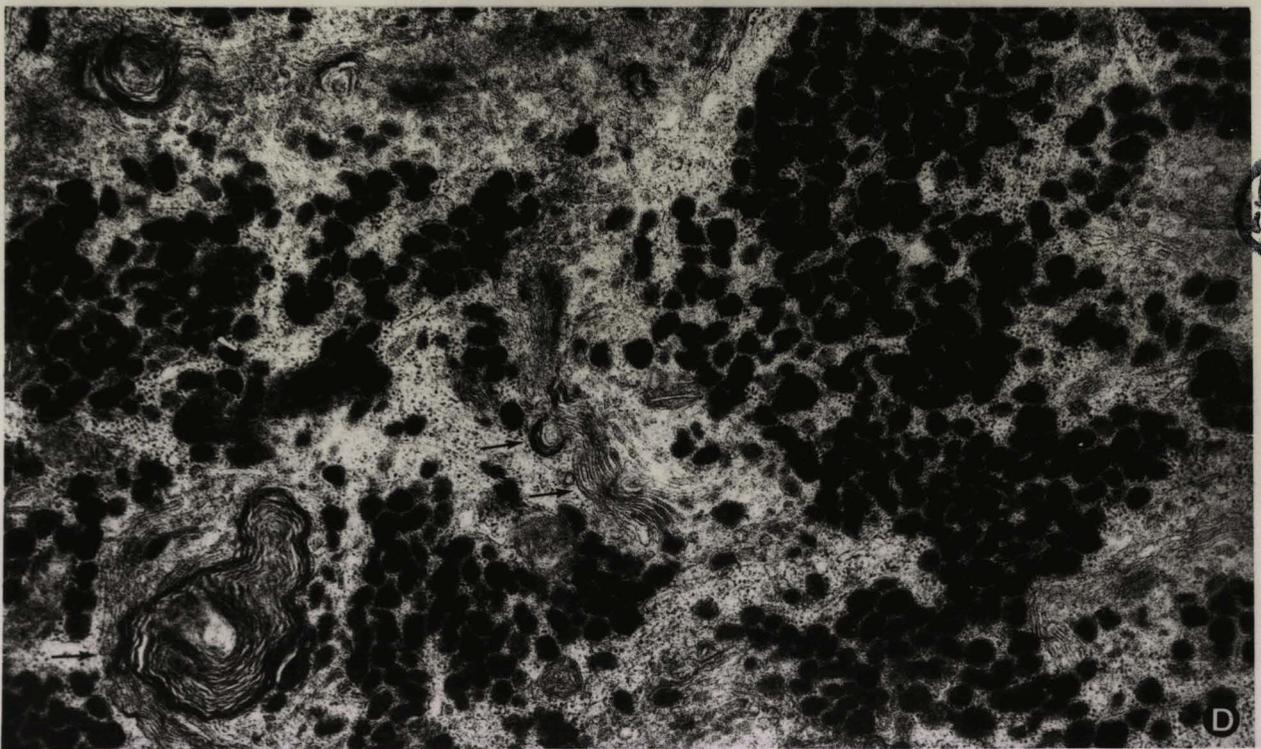
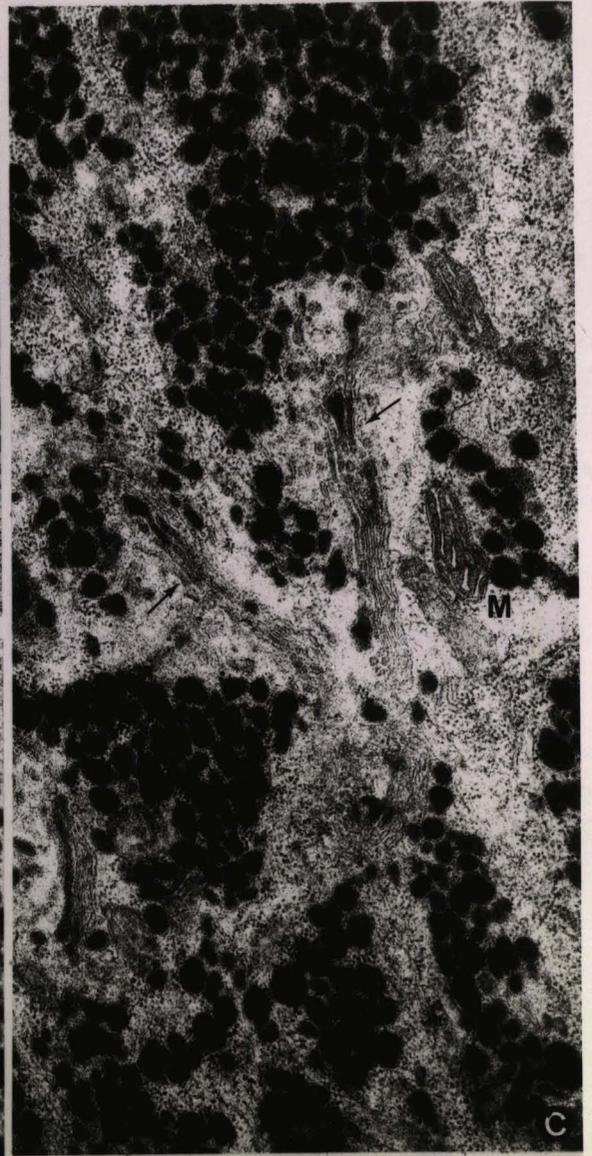
Figure A - Vers à jeun pendant douze semaines et qui présentent une reprise de la gamétogenèse. Remarquer :

- 1- la grande taille du noyau par rapport au cytoplasme,
- 2- le réticulum endoplasmique peu abondant, situé à la périphérie de la cellule et autour du noyau.

A, axone. X 20 000

Figure B - Cellule 1 d'un ver soumis au jeûne pendant neuf semaines et qui n'a pas présenté de reprise de la gamétogenèse. Remarquer les corps de Golgi (flèches) actifs et la présence de mitochondries.
X 28 000

Figures C et D - Ver qui a subi une reprise de la gamétogenèse après douze semaines de jeûne. L'aspect des corps de Golgi, la présence de mitochondries et de ribosomes plaide en faveur d'une grande activité sécrétoire. Comparer avec la Figure B et avec la Cellule 1 de la Figure A de la Planche 11. X 28 000



BU
ALLE

Le groupe cellulaire 1 du ver soumis au jeûne pendant neuf semaines et qui n'a pas eu de reprise de la gamétogenèse, présente souvent les organites concomitants de l'activité cellulaire : mitochondries, réticulum et dictyosomes (Pl. 18, Fig. B ; Pl. 22, Fig. A). Quelques cellules présentaient des lysosomes secondaires.

*Cellule 2

Les organites de plusieurs cellules du type 2 semblent conserver, chez les vers soumis au jeûne pendant 12 semaines, le même aspect morphologique que chez les vers de la première série (pondants) (Pl. 20, Fig. A). Le réticulum se place à la périphérie et pénètre aussi entre les grains. Les corps de Golgi qui semblent actifs sont longs ou en fer à cheval. Les mitochondries sont nombreuses. Il est évident qu'il existe des cellules dont la morphologie a été vraisemblablement modifiée par le jeûne : cellules plus vides, dictyosomes moins actifs, etc... Dans 32 cellules analysées chez le ver fixé après neuf semaines de jeûne, 26 présentaient le même aspect que celles des vers pondants ou ayant jeûné 12 semaines (Pl. 19, Fig. A ; Pl. 20, Fig. C). Les 6 autres sont nettement différentes (Pl. 19, Fig. B) : moins de grains, pas de dictyosomes observables ; les mitochondries, même si elles sont grandes, sont moins nombreuses ; le péricaryon renferme de grosses inclusions, vraisemblablement des lysosomes secondaires ; le réticulum, bien étalé, forme de longs saccules qui parcourent le cytoplasme ; ces cellules semblent inactives. Des invaginations du trophospongium sont bien observables dans ces cas.

Dans toutes ces cellules les grains sont toujours intacts et limités par une membrane. La morphologie des cellule reste variable.

*Cellule 4

Chez les vers qui ont présenté une reprise de la gamétogenèse, les cellules 4 paraissent encore actives (Pl. 21, Fig. A). Elles semblent aussi résister au long jeûne de 12 semaines.

Chez le ver soumis au jeûne pendant neuf semaines, nous n'avons pu observer que deux cellules qui semblent être du type 4 ; leur aspect est nettement différent de celles rencontrées dans les autres séries. Les péricaryons semblent moins chargés de grains qui paraissent être plus réduits en diamètre. Une de ces cellules présente encore un dictyosome vraisemblablement actif (Pl. 21, Fig. C) ; l'autre ne renferme que peu de grains concentrés en groupes,

PLANCHE 19

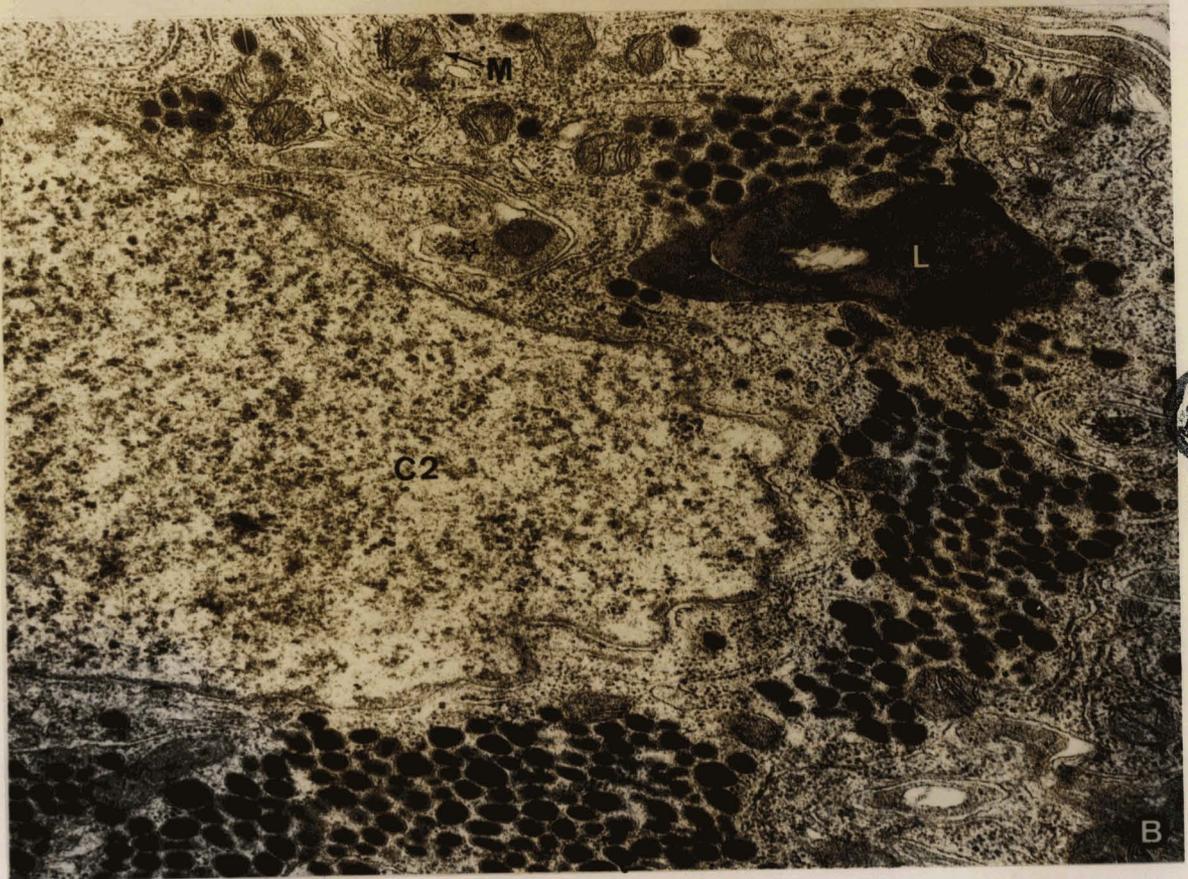
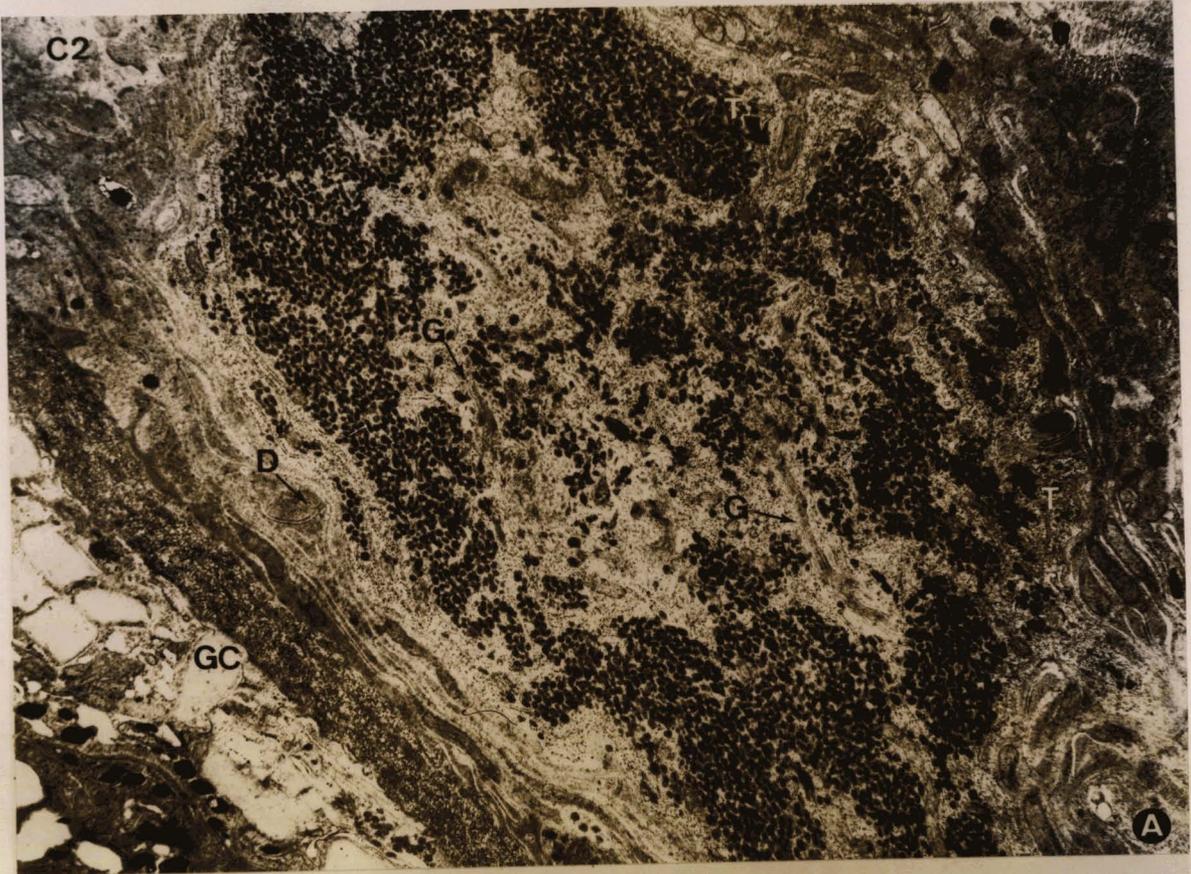
Figure A - Ver soumis au jeûne pendant neuf semaines.

Cellule 2, à la périphérie du cerveau, entourée par les éléments de la névroglie. Remarquer les corps de Golgi actifs (G) et les invaginations du trophospongium (T).

D, desmosome ; GC, gaine externe du cerveau. X 12 000

Figure B - Ver soumis au jeûne pendant neuf semaines.

Même type cellulaire que dans la Figure A. Remarquer les grosses inclusions, vraisemblablement des lysosomes secondaires (L), et les invaginations du trophospongium (☆). Cette cellule renfermait moins de grains et son péricaryon ne présentait pas de corps de Golgi ; elle semblerait inactive. X 28 000



quelques mitochondries et aucun corps de Golgi. Des gros lysosomes secondaires que nous n'avons pas remarqués chez les autres vers sont présents (Pl. 21, Fig. B).

* Cellule 5

En général les grains demeurent intacts et ne présentent aucune anomalie. Chez les vers qui ont montré une reprise de la gamétogenèse, les cellules 5 sont, dans certains cas, pleines de grains comme chez les vers pondants. Nous y avons observé des corps de Golgi actifs (Pl. 20, Fig. B). Chez le ver à jeun pendant neuf semaines les cellules semblent avoir moins de grains, mais des dictyosomes importants qui semblent encore en activité, sont présents dans leur péricaryon (Pl. 20, Fig. D). Des lysosomes secondaires sont presque toujours présents. Ce type cellulaire nous semble moins nombreux chez tous les vers soumis au jeûne et paraît dans certains cas en cours de nécrose ; leurs grains semblent se vider de leur contenu dans le péricaryon (Pl. 23, Fig. A). Dans ce même exemple nous voyons les profondes pénétrations du trophospongium ; les invaginations de deux côtés se rejoignent presque.

* Les neurones ordinaires chez les vers soumis au jeûne présentent en général le même aspect que chez les vers en période de ponte.

* Dans les cerveaux de 5 de nos aminaux, nous avons trouvé des organites ciliaires, vraisemblablement associés à une cellule sensorielle. En coupe transversale (Pl. 22, Fig. C, D), ils présentent les neuf paires tubulaires latérale et une centrale. Des formations ciliaires ont été constatées dans les cerveaux de différents vers par plusieurs auteurs parmi lesquels DHAINAUT-COURTOIS (1965), RÖHLICH et coll. (1970).

* - NEUROPILE

Au niveau du neuropile des vers en période de ponte et des vers soumis au jeûne et qui ont présenté une reprise de la gamétogenèse, nous observons des axones avec les divers types de grains (Pl. 24). Le grain de type 4 chez les vers en période de ponte serait peut-être présent mais nos clichés ne permettent pas de l'affirmer avec sûreté. Il a été observé chez les vers à jeun qui ont eu une reprise de la gamétogenèse (Pl. 25, Fig. E).

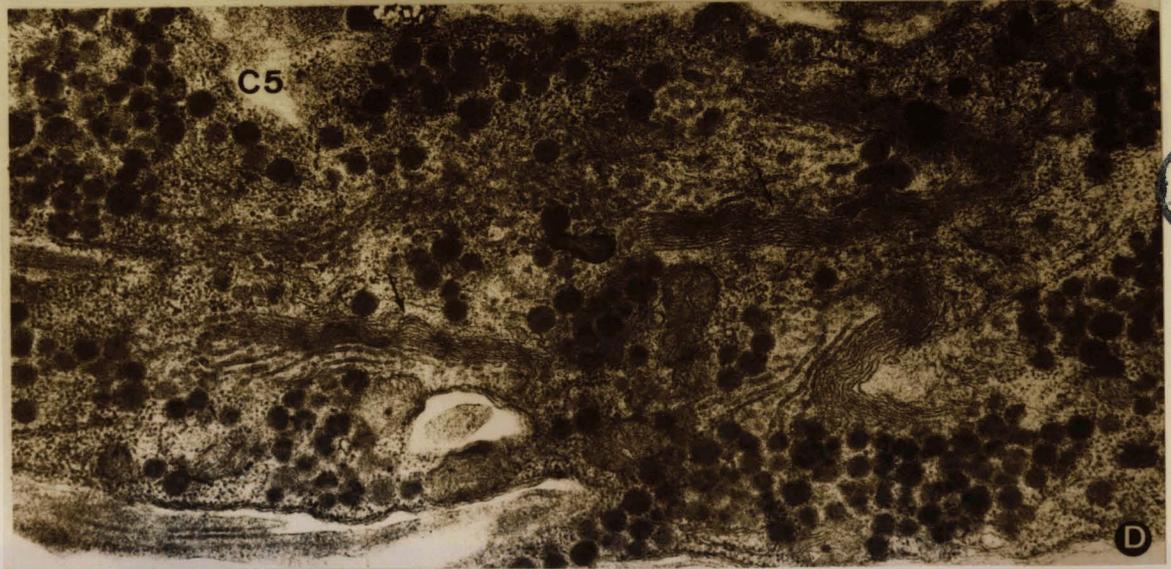
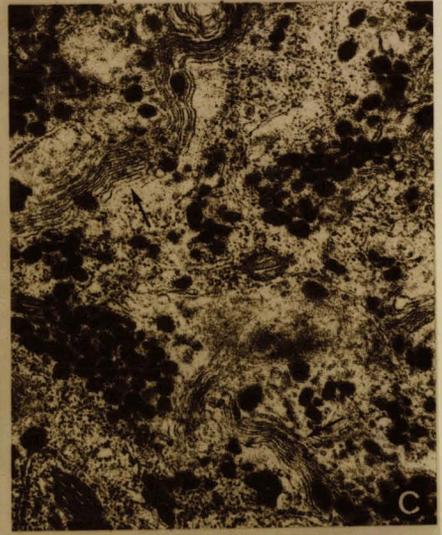
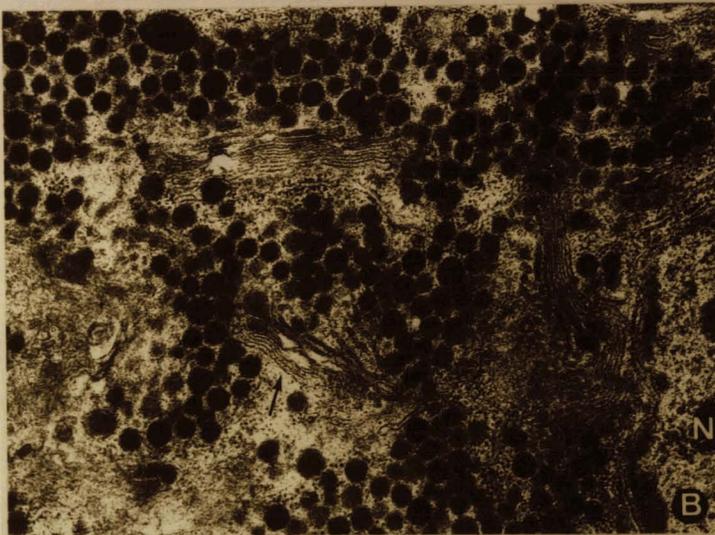
PLANCHE 20

Figure A - Vers soumis au jeûne pendant douze semaines et qui a eu une reprise de la gamétogenèse. Cellule 2 présentant les organites caractéristiques de l'activité cellulaire : mitochondries (M), réticulum endoplasmique et dictyosomes (flèches).
D, desmosome. X 28 000

Figure B - Cellule 5 d'un ver qui a subi une reprise de la gamétogenèse après douze semaines de jeûne. Corps de Golgi (flèches).
X 28 000

Figure C - Ver à jeun pendant neuf semaines, pas de reprise de la gamétogenèse. Exemple de cellule 2 active. Corps de Golgi (flèches).
X 28 000

Figure D - Cellule 5 d'un ver à jeun pendant neuf semaines et qui n'a pas présenté de reprise de la gamétogenèse. Corps de Golgi (flèches).
X 28 000



Chez un individu, soumis au jeûne et en repos génital, les terminaisons axonales renferment des agrégats de grains qui conduisent à la formation de corps denses (Pl. 25, Fig. G, H). Ces formations seraient peut-être consécutives à l'état de jeûne du ver mis en diapause non naturelle. GALISSIAN et GIRARDIE (1972) ont constaté "la formation de masses coalescentes denses plus ou moins complexes", dans le neuropile des vers proches de la période de diapause.

Ces différents types de grains ne se trouvent pas mélangés. Dans les extrémités axonales, parmi les grains élémentaires, nous observons la présence de petites vésicules claires. Celles-ci ressemblent aux classiques vésicules synaptiques, réceptacles de substances cholinergiques (DE ROBERTIS et BENNETT, 1954, 1955 ; DE ROBERTIS, 1959 ; GERSCHENFELD, 1960 ; TERAIVAINEN, 1969 ; WHITTLE et GOLDING, 1974 ; GOLDING, 1975. Selon ces auteurs elles sont libérées et agissent au niveau de la membrane de l'extrémité axonale en modifiant sa perméabilité et en facilitant l'excrétion hormonale.

Parfois ces vésicules claires peuvent être confondues avec les coupes transversales des neurotubules. KNOWLES (1967) parle de neurotubules qui ont le même diamètre que les vésicules "synaptiques" (500 Å).

Au long de nos axones nous trouvons des neurotubules. Ceux-ci pourraient donner naissance aux vésicules "synaptiques" (Pl. 24, Fig. B). Cette origine est aussi avancée par d'autres auteurs parmi lesquels VOLLRATH (1970).

Nous n'avons pas observé de libération de grains au niveau des terminaisons axonales.

Parmi les grains nous voyons de petits grains noirs, vraisemblablement des particules de glycogène (Pl. 25, Figs A, A').

La Figure D de la Planche 24 nous présente certains granules élémentaires concentrés contre la membrane axonale et en même temps plusieurs petites vésicules claires semblent s'accumuler à cet endroit. A son tour la membrane paraît plus dense. Cette structure ressemble à une figure de synapse.

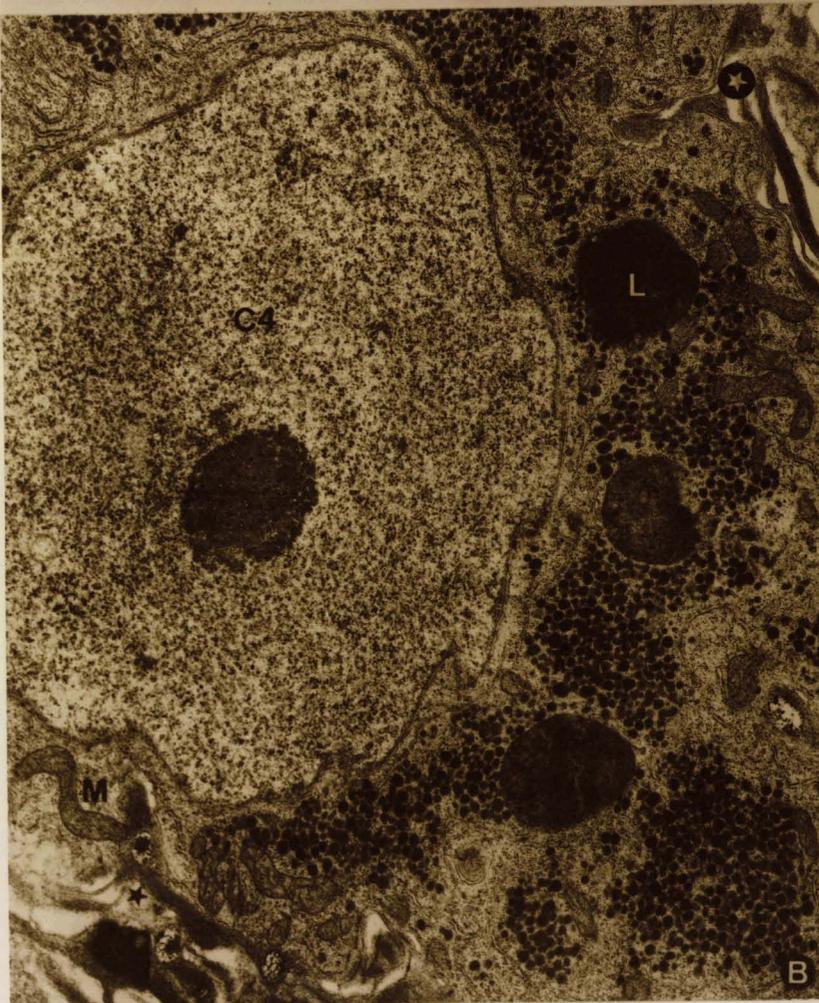
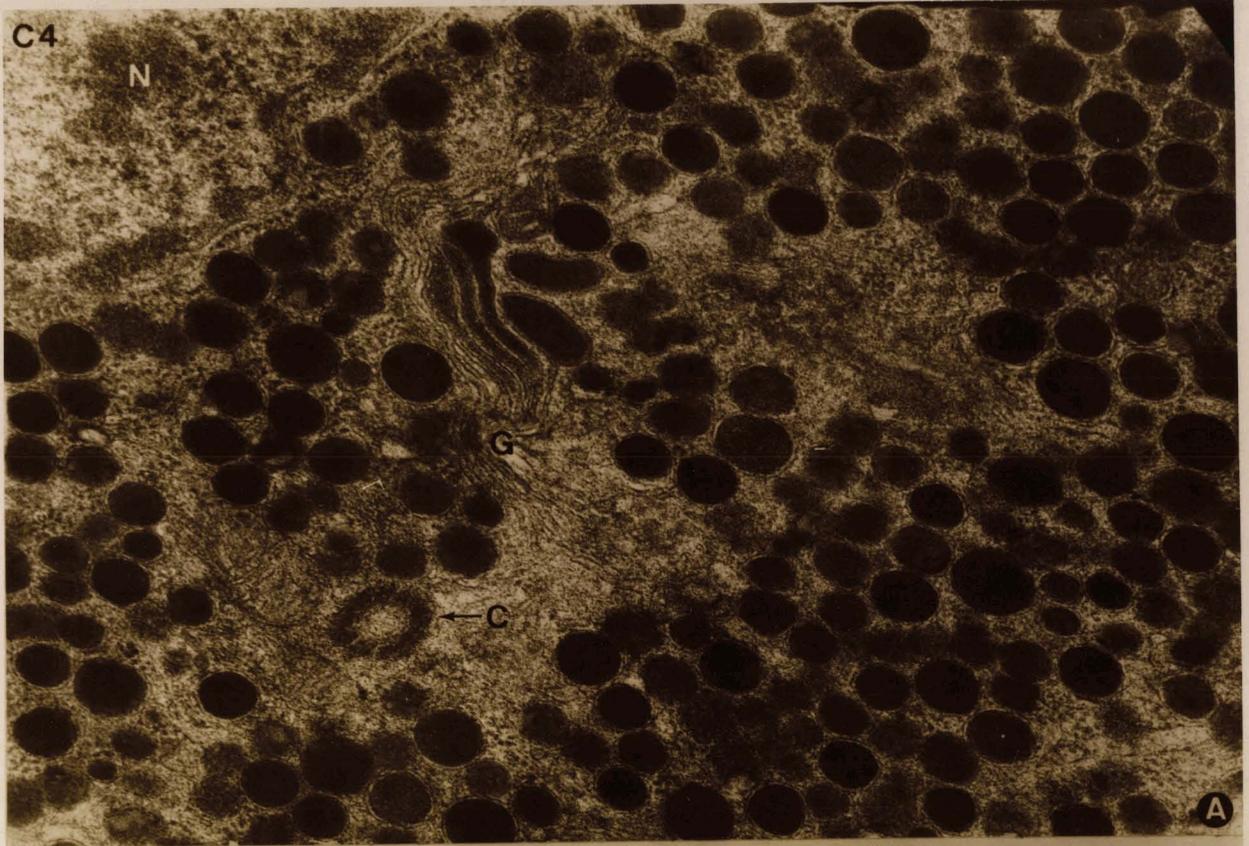
PLANCHE 21

Figure A - Ver à jeun pendant douze semaines. Cellule 4 qui semble active chez le ver qui a eu une reprise de la gamétogenèse.
G, corps de Golgi ; C, vraisemblablement centriole. X 48 000

Figure B - Cellule 4 d'un ver à jeun pendant 9 semaines et qui n'a pas présenté de reprise de la gamétogenèse. Le péricaryon semble plus vide. Remarquer :

- 1- les gros corps, vraisemblablement des lysosomes secondaires (L); leur contenu à l'aspect de grains qui auraient été phagocytés. Ces gros corps sont entourés par une membrane probablement d'origine endoplasmique ;
 - 2- les corps de Golgi ne sont pas observables dans cette cellule.
- X 12 000

Figure C - Cellule 4, repérée dans le même individu que celui de la figure B. Elle présente encore des corps de Golgi qui semblent actifs (G). Remarquer les grains de densité différente. X 28 000



Résumé et conclusion de la deuxième partie

1° - Toutes les cellules nerveuses de la calotte supérieure et de la région postéro-latérale du cerveau élaborent des granules qui sont éliminés dans les axones.

2° - Sept types cellulaires ont été déterminés : cellule 1, cellule 2, cellule 4, cellule 5, cellule 6, cellule b1 et cellule b2.

a) Cellule 1 : caractérisée par les grains les plus irréguliers (diamètre moyen : 1360 Å). On ne voit pas toujours leur membrane à cause de la variation de densité. Chez les vers en période de ponte, le réticulum est parfois fortement enroulé.

b) Cellule 2 : les grains sont irréguliers, leur forme est souvent allongée et leur diamètre moyen de 1 105 Å. La densité du contenu est homogène et élevée. Les grains sont entourés par une membrane bien visible.

c) Cellule 4 : contient des grains élémentaires de densité électronique variable et limités par une membrane parfois bien discernable. Diamètre moyen : 1 500 Å.

d) Cellule 5 : caractérisée par des grains ronds, limités par une membrane bien visible, à contenu homogène, finement granulaire, densité moyenne aux électrons. Diamètre moyen : 1 407 Å.

e) Cellule 6 : le péricaryon de ces cellules présente des grains avec un centre dense et qui sont probablement des grains adrénérgiques. Dans quelques cellules, ils ont une densité moindre et une taille plus petite. OOSAKI (1963) classe ces cellules séparément en C5 et C6, et les considère comme neurones ordinaires. De notre côté, nous pensons que, si ces cellules ont des grains d'un diamètre moyen de 900 Å, leur aspect les rapproche des différents neurones sécrétants des "transmetteurs chimiques" ; il n'apparaît donc pas indispensable de les classer séparément.

PLANCHE 22

Figure A - Ver à jeun depuis neuf semaines, pas de reprise de la gamétogénèse. Cellule 1. Remarquer :

1- les corps de Golgi importants (flèches) et le grand noyau, caractéristique d'une cellule active, et plusieurs mitochondries ;

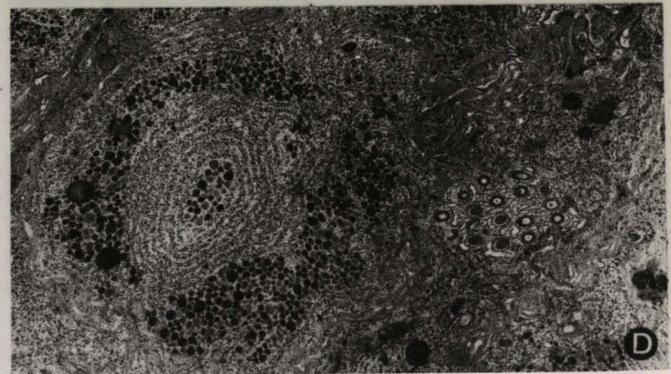
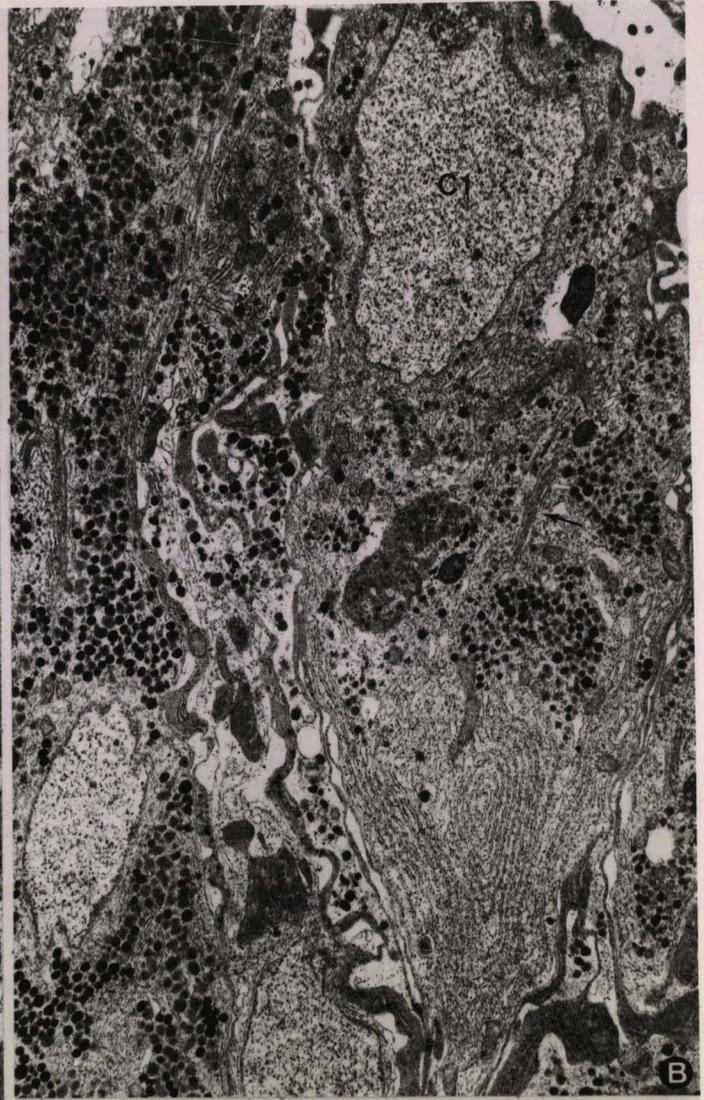
2- la forme irrégulière de la cellule ;

3- les grains dans l'axone.

X 28 000

Figure B - Ver en ponte. Cellule 1. Observer le corps de Golgi actif (flèche) et le réticulum endoplasmique concentré au pôle axonal. Cette cellule nous semblerait entrer en activité. X 12 000

Figures C et D - Individus en ponte. Coupe transversale des organites ciliaires. Remarquer dans la Figure C les paires de tubules latéraux et centraux. Ces organites seraient vraisemblablement associés à une cellule sensorielle. C : X 40 000 ; D : X 8 000



3° - Les cellules b se trouvent au point de départ du connectif antérieur. Les cellules b 1 ont des grains ronds et réguliers et les cellules b 2 présentent des grains plus irréguliers. Ces deux types cellulaires sont allongés et se trouvent mélangés.

4° - Le groupe cellulaire 1, chez les vers en période de ponte, présente plusieurs cellules avec le réticulum enroulé ; dans ce cas, les dictyosomes ne sont généralement pas visibles et les mitochondries ne sont pas nombreuses. Dans la série de vers fixés à 12 semaines, les cellules sont en général actives, chargées de grains et nous n'avons jamais observé de réticulum enroulé. Le ver soumis à un jeûne de 9 semaines en possède avec des mitochondries, réticulum endoplasmique et corps de Golgi important. Ceci confirmerait l'idée que ces cellules, présentes dès la naissance et très actives au cours de la croissance, interviendraient dans le métabolisme.

5° - Les cellules 2 se montrent presque toujours actives dans tous les vers étudiés ; chez le ver mis au jeûne pendant neuf semaines nous avons rencontré quelques exemples d'inactivité plus accentuée. Mais cette inactivité est-elle causée par le jeûne ou est-elle un stade normal dans le cycle cellulaire ?

6° - Les cellules 4 sont, semble-t-il, actives chez les vers en période de ponte et les vers chez lesquels les phénomènes de la gamétogenèse ont repris au niveau du tractus génital. Leurs grains ont deux aspects : densité forte et moyenne. Le principe de SCHARRER et BROWN (1962) selon lequel l'appareil de Golgi jouerait le rôle de concentration du matériel provenant du réticulum endoplasmique par l'élimination de l'eau, ne pourrait s'appliquer totalement dans ce cas ; la membrane limitante du grain présenterait un mécanisme de sécrétion qui pourrait changer l'aspect des grains. GERSCHENFELD (1960) en étudiant l'hypophyse du crapaud a admis la capacité de synthèse par la membrane des grains élémentaires. HAGADORN et al. (1962) présentent aussi la même explication pour la formation de certains grains chez Theromyzon rude.

7° - Les cellules 5, dans les vers en période de ponte et les vers mis à jeûner et fixés à 12 semaines après une reprise de la gamétogenèse sont presque toujours pleines de grains, tandis que chez le ver qui n'a pas eu une reprise de la gamétogenèse elles semblent vides. Dans les trois séries nous trouvons des

corps de Golgi actifs ; néanmoins chez tous les vers soumis au jeûne elles semblent moins abondantes et quelques-unes paraissent en cours de nécrose. On peut donc se demander si une diminution du nombre et une dénugralation ne seraient pas en rapport avec le jeûne. GALISSIAN et GIRARDIE (1972) remarquent dans leur travail une diminution de grains à l'approche de la période de diapause naturelle. Il faut rappeler que nos vers à jeun se trouvent en diapause provoquée.

8° - Dans les cellules du groupe 5 et surtout dans les cellules 1, le réticulum endoplasmique peut se montrer fortement enroulé, repoussé contre la paroi cellulaire. Quelques auteurs associent cet aspect morphologique au cycle cellulaire, pour eux, les cellules seraient en repos (DE VERGILIS, STANDACHER, CLEMENTI, 1968 ; NAISSE, communication personnelle).

DHAINAUT-COURTOIS (1970) décrit dans le noyau ganglionnaire 18 de Nereis pelagica des neurones (Neurones III) comportant au niveau de leur pôle axonal, quel que soit l'âge de l'individu, de grandes formations concentriques d'ergastoplasme ; l'aspect des neurones III rappelle celui de cellules "engagées dans une synthèse protéique". Ces formations sont toujours présentes et seraient une caractéristique de ces neurones.

Pour les cellules 5, la présence de réticulum enroulé coïncide avec une activité des corps de Golgi.

Pour les cellules 1, pleines de grains et dépourvues de corps de Golgi discernables, la morphologie du réticulum pourrait être associée à un état physiologique de la cellule :

a) la figure A, Planche 11, nous montre une cellule active et sans réticulum enroulé ;

b) sur la figure B, Planche 10, les dictyosomes ne sont pas discernables ; les mitochondries ne sont pas abondantes et le réticulum est enroulé ; c'est une cellule vraisemblablement inactive ;

c) la cellule de la figure A, Planche 10, est l'exemple d'un réticulum qui semble d'enrouler et qui n'est pas repoussé par les grains parce que le péricaryon n'est pas rempli. Il s'agit probablement de la fin d'un cycle d'activité parce que la cellule, même si elle n'est pas pleine, présente une quantité considérable de granules. Nous pouvons suivre l'enroulement du réticulum. Les mitochondries et corps de Golgi ne sont pas observables.

La figure B, Planche 22, nous montre une cellule avec un corps de Golgi actif et un réticulum concentré au pôle axonal. Elle nous suggère l'hypothèse suivante : après avoir synthétisé les granules, la cellule les stocke ; le cycle fini, le réticulum s'enroule. Après avoir éliminé

PLANCHE 23

Figure A - Vers à jeun depuis douze semaines. Par la forme ronde et régulière des grains nous avons considéré cette cellule comme une cellule 5. Remarquer :

- 1- les grains qui semblent se vider de leur contenu (flèche),
- 2- les profondes pénétrations du trophospongium, T
- 3- les nombreuses mitochondries et de petits grains noirs qui sembleraient être du glycogène.

X 20 000

Figure B - Ver à jeun depuis neuf semaines. Péricaryon vide, réticulum bien présent. Nous n'observons pas de dictyosomes. Les invaginations du trophospongium sont aussi marquantes. Des ribosomes libres (flèches) et du glycogène □ sont présents dans le cytoplasme. X 20 000

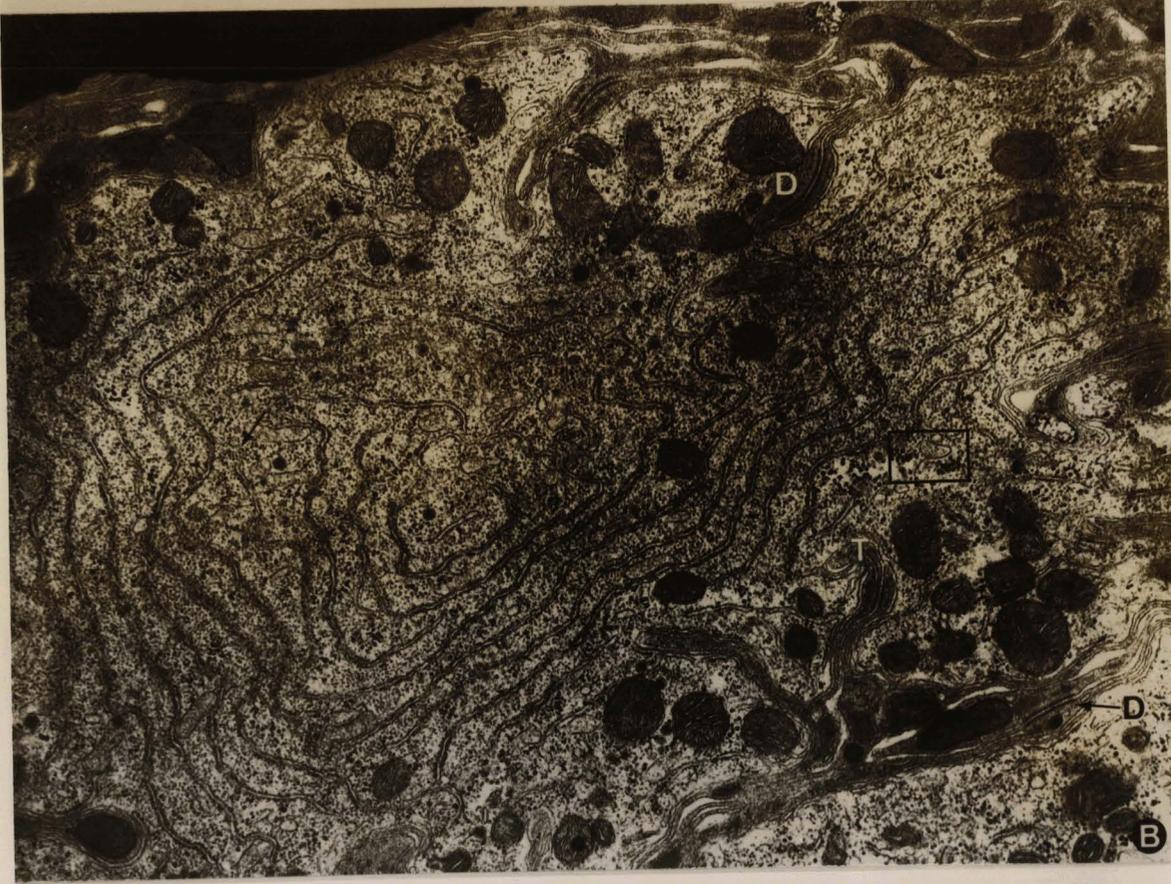


Tableau 5 - Activité des cellules neurosécrétrices et des neurones ordinaires.

TYPE	VERS ADULTES EN PONTE		VERS ADULTES SOUMIS AU JEÛNE			
	Actives	Inactives	Présence	Actives	Inactives	Présence
	4 cas		Reprise de la gamétogénèse 2 cas		Absence de reprise de la gamétogénèse 1 cas	
1	++	Nombreuses	++	Nombreuses	++	Nombreuses
2	++	Nombreuses	++	Nombreuses	++	Nombreuses
4	++	+ Nombreuses	+ -	Peu nombreuses	+ - -	Peu nombreuses
5	++	Nombreuses	+ -	Peu nombreuses	+ -	Peu nombreuses
6	++	Nombreuses	++	Nombreuses	++	Nombreuses
B1 - B2	++	+ Nombreuses	Pas repérées		Pas repérées	

++ : actives ; + - : plus ou moins actives ; + - - : peu actives.



PLANCHE 24

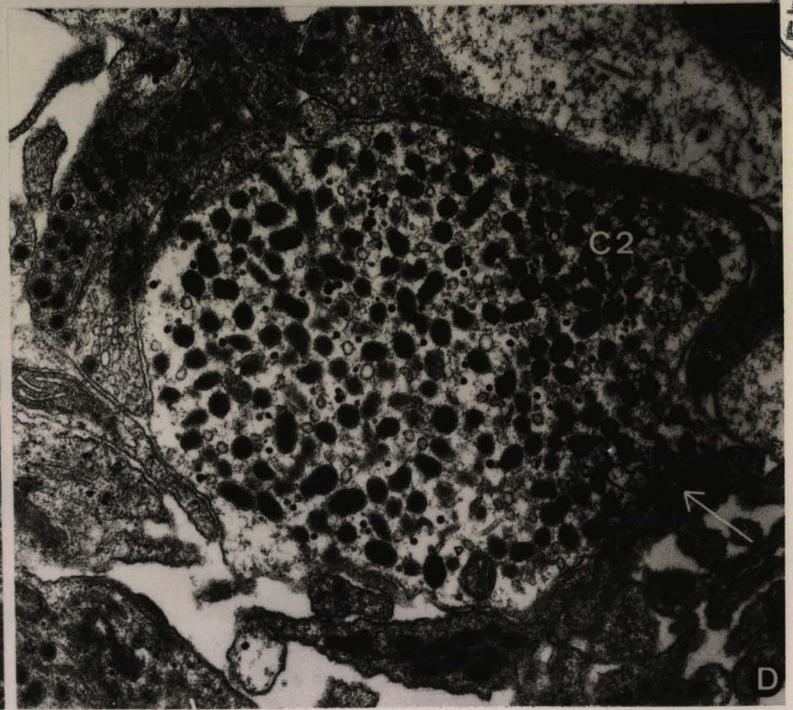
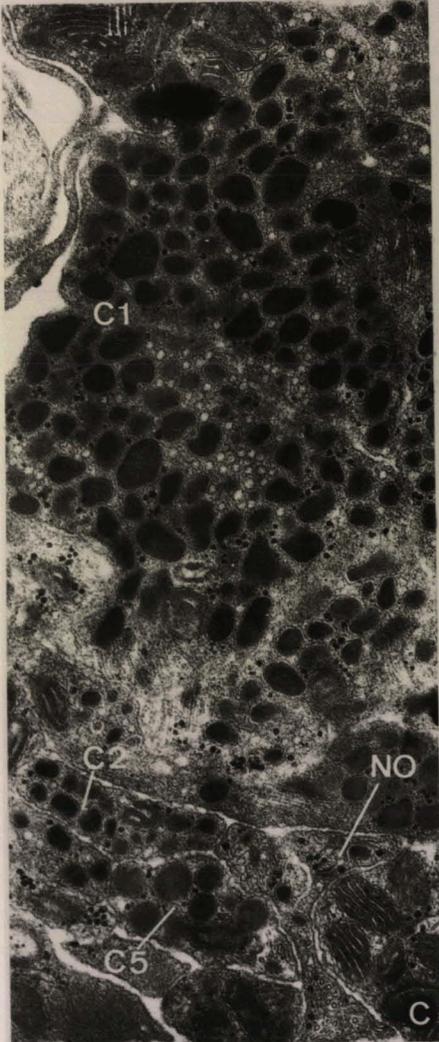
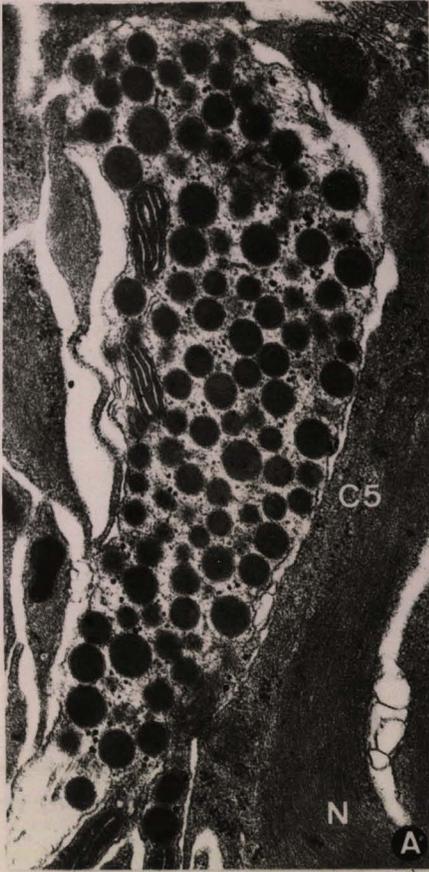
Différents types de grains élémentaires au niveau du neuropile des vers en période de ponte.

Figure A - Grains de type C 5. Remarquer leur forme arrondie et leur régularité. X 28 000

Figure B - Sections des axones appartenant à différentes cellules nerveuses. Remarquer les neurotubules (NT) et les "vésicules synaptiques" qui semblent trouver leur origine dans les neurotubules (flèche). X 28 000

Figure C - Fibres nerveuses appartenant aux cellules 1, 2, 5, et aux "neurones ordinaires". Comparer l'aspect des divers grains. X 28 000

Figure D - Terminaison axonale du type C 2. Figure d'allure pré-synaptique (flèche). Remarquer la présence de neurotubules et de microvésicules claires ("vésicules synaptiques") mélangées aux grains élémentaires. Il est parfois difficile de faire la distinction entre les vésicules et les coupes transversales des neurotubules. X 28 000



les granules, le réticulum se déroulerait, se reconstituerait et le cycle recommencerait. Il est évident que l'étude de 4 cas de vers normaux nous ne donne pas la possibilité d'apporter une preuve à cette supposition, d'autant plus que nous n'avons pas essayé d'étudier le cycle cellulaire.

9° - Chez le ver soumis au jeûne et qui n'a pas eu de reprise de la gamétogenèse, quelques cellules se présentent parfois complètement vides ; c'est qui ne nous permet pas de les classer (Pl. 23, Fig. B).

10° - Notre étude montre que nous trouvons les mêmes groupes cellulaires dans les sept vers adultes qu'ils soient soumis au jeûne ou non (nous n'avons pu repérer les cellules b chez les vers soumis au jeûne). Dans la limite des cas observés (trois individus), l'action du jeûne est peu marquée sur les cellules 1 et 2, malgré quelques exemples d'inactivité. C'est dans le groupe 4 que l'influence du jeûne est la plus nette, mais seulement chez le ver qui ne présente pas de reprise de la gamétogenèse. La cellule 5 nous semble en général moins fréquente chez les vers soumis au jeûne. Chez le ver qui n'a pas présente de reprise de la gamétogenèse, elle semble plus vide.

11° - Nous pourrions établir deux hypothèses sur le rôle des cellules neurosécrétrices du cerveau dans la gamétogenèse :

a) la cellule 4 est très active chez les vers en ponte et ceux qui ont eu une reprise de la gamétogenèse ; chez le ver qui a subi une régression complète du tractus génital, elle semble fortement influencée par le jeûne. On peut donc se demander si elle a un rapport avec la ponte. Le nombre réduit de cas de vers soumis au jeûne que nous avons étudiés ne nous permet pas de conclure avec certitude ;

b) les cellules 1, 2, bien actives chez tous les vers, pourraient avoir un rôle sur les phénomènes de spermatogenèse et ovogenèse. Leur action ne se fait pas sentir chez le ver fixé à 9 semaines, à cause peut-être d'un autre facteur que le jeûne.

c) La présence et l'activité de la cellule 5 chez les vers en ponte sont remarquables. L'action de cette cellule sur la gamétogenèse ne nous paraît pas acceptable parce qu'elle semble moins nombreuse chez les vers à jeun. Son rôle reste hypothétique.

12° - Dans les cerveaux de 5 de nos aminaux, nous avons trouvé des organites ciliaires, vraisemblablement associés à une cellule sensorielle.

PLANCHE 25

Figures A et A' - Ver en période de ponte qui a subi une régénération du cerveau. Fibre nerveuse provenant probablement d'un "neurone ordinaire" (adrénergique) et se terminant à proximité d'un vaisseau sanguin. Remarquer les petits grains, vraisemblablement du glycogène, mélangés aux grains de sécrétion. Comparer avec la Figure B. A : X 12 000 ; A' : X 40 000

Figure B - Ver en ponte. Coupe transversale d'un axone appartenant probablement à un neurone ordinaire. Les grains, plus denses, ressemblent aux grains adrénérgiques. Nous observons aussi de petites vésicules "synaptiques" et des grains qui ressemblent à du glycogène. X 28 000

Figure C - Ver à jeun depuis 12 semaines. Terminaison axonale de type C 1. X 28 000

Figure D - Coupe d'une fibre nerveuse appartenant au type C 2 d'un ver à jeun depuis douze semaines. X 28 000

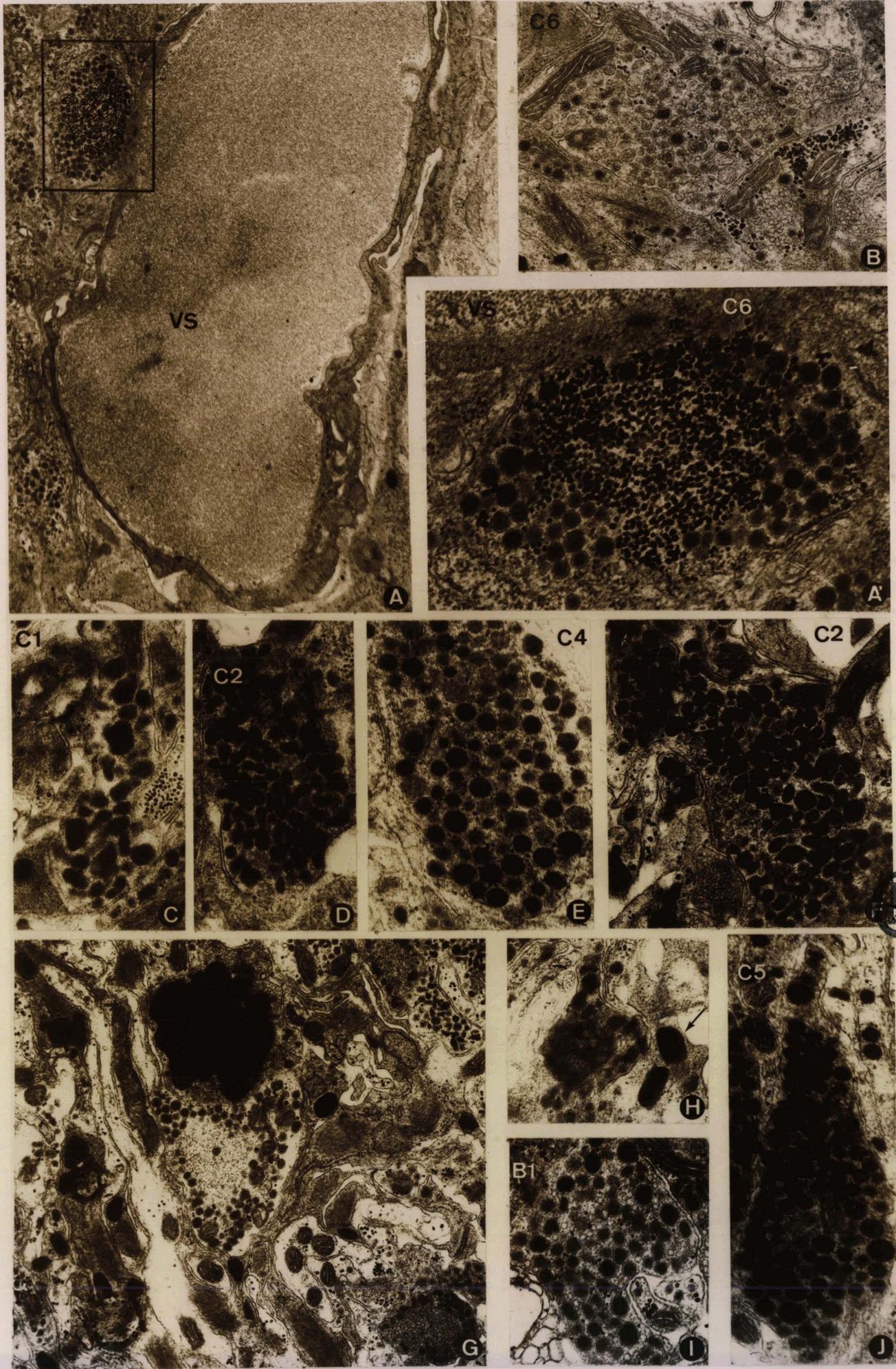
Figure E - Ver à jeun depuis douze semaines. Terminaison axonale de type C 4 au niveau du neuropile. X 28 000

Figure F - Ver à jeun depuis neuf semaines. Axone de type C 4 au niveau du neuropile. X 28 000

Figures G et H - Fibres nerveuses d'un ver à jeun depuis neuf semaines et qui n'a pas eu de reprise de la gamétogenèse. Remarquer les agrégats de grains, qui conduisent à la formation de corps denses. Les formations indiquées par les flèches seraient des éléments de la névroglie. G : X 20 000 ; H : X 28 000

Figure I - Ver en ponte. Terminaison axonale, vraisemblablement de type B 1. X 28 000

Figure J - Ver à jeun depuis douze semaines. Axone de type C 5. X 28 000



13° - Dans le neuropile des vers observés, nous avons trouvé les grains correspondants aux diverses cellules (exception faite pour la cellule b 2). Quelques images nous font penser que les "vésicules synaptiques" pourraient dériver des neurotubules. Au niveau du neuropile du ver qui n'a pas présenté de reprise de la gamétogenèse les terminaisons axonales présentent des corps denses, formés par l'accumulation des grains élémentaires.

Tableau 6 - Vers soumis au jeûne pendant 9 et 12 semaines.

	!	Avec cerveau	!	Sans cerveau
Reprise de la gamétogenèse	!	6	!	1
Non reprise de la gamétogenèse	!	4	!	10
TOTAL	!	10	!	11

CONCLUSION GENERALE

1° - Les vers en ponte, privés de cerveau, ne se nourrissent plus. La ponte s'arrête instantanément et les caractères sexuels externes disparaissent.

2° - Les vers en ponte, non décérébrés, présentent les mêmes phénomènes, mais plus lents.

3° - Nous observons que chez certains vers en période de ponte, non opérés et mis au jeûne, une reprise de la gamétogenèse. Ce phénomène ne se manifeste que chez les vers qui conservent le cerveau. On pourrait attribuer ce phénomène à un nouvel apport alimentaire (phagocytose des éléments en régression), phénomène métabolique auquel le cerveau participerait (Tableau 6).

4° - Les vers qui ont une reprise de la gamétogenèse et qui ont libéré des oeufs dans l'ovisac présentent dans leur cerveau les quatre types cellulaires : bleu violet, vert, violet pâle et rouge, tandis que les vers qui ne présentent pas une reprise de la gamétogenèse n'ont que les types cellulaires bleu et vert. Ces deux derniers types sont observés dans les ganglions cérébroïdes des vers qui ont régénéré le cerveau et qui ont repris la ponte, au moment du déclenchement de la gamétogenèse ; dans cette dernière série, le type violet pâle n'est discernable qu'au moment de la ponte ovarienne. De ces observations nous pourrions conclure que :

a) les cellules bleues et vertes seraient en rapport avec la gaméogénèse et le métabolisme général. L'ovogénèse chez Eisenia foetida se manifeste peu de jours après la sortie du cocon et la spermatogénèse n'apparaît que 5 ou 6 semaines plus tard. Selon HERLANT-MEEWIS (1975) les cellules bleues sont présentes depuis la naissance et le second type, vert, est discernable au moment où les vésicules séminales sont remplies de spermatogonies. Nos résultats s'accordent avec cette description d'HERLANT-MEEWIS. En résumé, ces deux types cellulaires sont présente au moment où le ver grandit et où les phénomènes de la gamétogenèse sont manifestes.

b) les cellules, violet pâle, pourraient avoir une influence sur la ponte. Ce rapport est observable dans les séries B (vers soumis au jeûne avec cerveau), C (vers opérés) et dans la microscopie électronique.

5° - Ces cellules bleues ou vertes sont aussi présentes chez les vers soumis au jeûne et qui n'ont pas présenté de reprise de la gamétogenèse. Peut-être un autre facteur associé au jeûne aurait une influence sur ces cellules ou sur les organes cibles, les rendant incapables de réagir au stimulus originaire du cerveau.

6° - L'influence de l'ablation du cerveau et du jeûne ne semble pas être totale, au niveau de l'ovaire, sur les premiers stades de la prophase de méiose ; les synthèses d'ADN seraient indépendantes de l'hormone cérébrale.

7° - Nos résultats permettent d'établir l'hypothèse d'une influence du cerveau sur la reproduction d'Eisenia foetida, comme l'avaient déjà supposé HERLANT-MEEWIS, SAUSSEY, RUDE et LINDER.

8° - En microscopie électronique nous avons observé dans les régions postéro-dorsale et latérales du cerveau d'Eisenia foetida, cinq groupes cellulaires, aussi bien chez un ver en ponte que chez un ver soumis au jeûne ou un ver en ponte qui a régénéré le cerveau. Pour ne pas compliquer encore plus la nomenclature des cellules neurosécrétrices chez les Oligochètes, nous avons pris les dénominations qu'HERLANT-MEEWIS (1975) a employées pour les neurones du jeune ver. Cet auteur décrit trois types cellulaires dans les ganglions cérébroïdes du jeune Eisenia foetida : cellules 1, cellules 2 et cellules 3.

Nos cellules 1 (grains irréguliers, forte densité électronique, membrane visible, diamètre 1 360 Å) correspondent aux types 1 observés par HERLANT-MEEWIS dans le cerveau du jeune ver et par GALISSIAN chez Eophila dollfusi. Nos cellules 2 (petits grains irréguliers avec la prédominance d'une forme longue, contenu interne assez dense aux électrons, membrane discernable, diamètre 1 105 Å), correspondent au type 2 décrit par HERLANT-MEEWIS, toujours dans le cerveau du jeune ver, et vraisemblablement le type 2 d'Eophila dollfusi. Nous n'avons pas trouvé les cellules de type 3 qu'HERLANT-MEEWIS a décrites dans le cerveau du jeune ver ; selon cet auteur, elles sembleraient disparaître à la puberté. Pour les cellules 4, nous n'avons pas trouvé d'homologie avec les cellules décrites par les divers auteurs. Les cellules 5 (grains homogènes, densité électronique moyenne, membrane visible, diamètre 1407 Å) se rapprochent

du type 1 décrit par OOSAKI (1966), aux cellules A (G 1) observées par TAKEUCHI chez Pheretima communissima (1967), ce groupe cellulaire n'a pas été trouvé dans le cerveau du jeune ver. Nous n'avons pas pu établir une relation entre les autres cellules neurosécrétrices que nous avons décrites et les trois autres observées par OOSAKI (1966). Nos cellules 6 (neurones ordinaires) sont classées également par OOSAKI comme neurones ordinaires.

9° - La comparaison des clichés électroniques avec les coupes semi-fines colorées par le Bleu Azur et par la Fuchsine paraldéhyde selon GABE, nous permet d'établir une relation entre les cellules observées au microscopes optique et électronique. Nous savons que les éléments cellulaires d'Eisenia foetida, colorés par le Bleu Alcian après oxydation, se colorent en quatre couleurs différentes : bleu foncé, vert, violet pâle et rouge ;

a) les cellules 1, irrégulières et situées surtout à la périphérie en occupant la région postérieure = petites cellules bleu violet (C 1 en optique ;

b) les cellules 2, à grains irréguliers, petits et surtout de forme longue, situées notamment dans la partie plus dorsale du cerveau = cellules vertes (C 2 en optique) ;

c) aux cellules vertes que nous observons surtout latéralement et un peu mélangées avec les petites cellules bleu foncé postérieures (C 2 en optique), correspondraient vraisemblablement les cellules piriformes, à grains ronds, de densité moyenne aux électrons (C 5) ;

d) les cellules qui présentent dans leur péricaryon les deux types de grains (C 4) seraient les cellules piriformes qui se trouvent à l'arrière et dans les régions latérales du cerveau et qui se colorent en violet pâle (C 3 en optique).

Nous ne sommes pas arrivé en microscopie électronique à établir une différence entre les cellules violet pâle et les cellules phloxinophiles. En microscopie optique, nous voyons qu'elles sont régulières comme les cellules violet pâle, et occupent en général les mêmes endroits.

En résumé :

<u>Microscopie électronique</u>	<u>Microscopie optique</u>
Cellule 1	Cellule 1
Cellule 2, Cellule 5	Cellule 2
Cellule 4	Cellule 3

10° - Au point de départ du connectif antérieur, nous décrivons deux types cellulaires qui n'ont jamais été observé au microscope électronique. Ils ont été décrits pour la première fois par HARMS qui les a appelés "organe cérébralé.

11° - L'influence du jeûne sur les cellules 1 et 2 est très réduite, elle serait plus marquante sur les cellules 4 et 5.

12° - Plusieurs cellules apparaissent vides de grains et présentent des lysosomes secondaires, quelques-unes sont vraisemblablement en état de nécrose et les grains sembleraient se vider de leur contenu. Nous croyons que ces phénomènes pourraient être associés au jeûne.

13° - Les cellules 1 présentent chez les vers en période de ponte un réticulum souvent enroulé ; les corps de Golgi ne sont pas, en général, observables dans ce cas. Cet aspect serait associé au cycle d'activité de la cellule (elle serait inactive).

Cette interprétation est critiquable dans la mesure où nous n'avons pas réalisé de coupes ultra-fines sériées ; pour les cellules 5 cet aspect est moins fréquent et dans la plupart des cas, quand le réticulum est enroulé il y a toujours des dictyosomes actifs.

14° - Le type 6 serait des neurones ordinaires.

15° - Dans le neuropile des vers observés nous avons repéré les divers types de grains dans les terminaisons axonales (excepté pour le type B 2). Dans le neuropile des vers en ponte et du ver qui n'a pas eu une reprise de la gamétogenèse, nous n'avons pas observé de grains de type 4. Les grains sont mélangés à de petites vésicules claires qui ressemblent aux classiques "vésicules synaptiques" et à des neurotubules. Ces derniers semblent donner naissance aux "vésicules synaptiques". Les terminaisons axonales du ver soumis au jeûne pendant 9 semaines et qui n'a pas eu de reprise de la gamétogenèse, présentent des agrégats de grains qui conduisent à la formation de corps denses.

16° - Quant au rôle des cellules neurosécrétrices du cerveau vis à vis de la gamétogenèse, de la ponte et du métabolisme général, les résultats de la microscopie électronique semblent confirmer ceux que nous avons obtenus en microscopie optique. Les cellules 4 qui correspondraient vraisemblablement au type violet pâle auraient un rapport avec la ponte ovarienne, car elles ne sont actives que chez les vers normaux en ponte et les vers qui ont eu une reprise de la gamétogenèse.

17° - Dans les cerveaux de 5 de nos vers nous avons trouvé des organes ciliaires qui pourraient être associés à une cellule sensorielle.

* NOS OBSERVATIONS EN MICROSCOPIE OPTIQUE ASSOCIEES A CELLES DE LA MICROSCOPIE ELECTRONIQUE NOUS PERMETTENT D'ETABLIR L'HYPOTHESE DE L'INFLUENCE DU CERVEAU SUR LES PHENOMENES DE LA GAMETOGENESE ET DE LA PONTE.

BIBLIOGRAPHIE

A

- AROS B. et VIGH B. (1961) - Neurosecretory activity of the central and peripheral nervous system in the earthworm. *Acta Biol. Hung.*, 12, 169-186.
- AROS B., RÖHLICH P. et VIGH B. (1963) - Electron Microscopic observations on neurosecretory cells of the earthworm, Lumbricus terrestris. *Acta Biol. Acad. Sc. Hung.*, S 5, 59.
- AVEL M. (1927) - Caractères sexuels secondaires et glandes génitales chez les Lombriciens. *C. R. Soc. Biol.*, XCVI, 1143-1144.
- AVEL M. (1928 a) - Nutrition et sexualité chez les Lombriciens. *C. R. Acad. Sc.* 186, 1761-1762.
- AVEL M. (1928 b) - La castration chez les Lombriciens n'empêche pas l'évolution des caractères sexuels secondaires, anatomiques et physiologiques. *C. R. Acad. Sc.*, 187, 67-69.
- AVEL M. (1929) - Recherches expérimentales sur les caractères sexuels somatiques des Lombriciens. *Bull. Biol. France et Belgique*, 63, 149-318.
- AVEL M. (1959) - Classe des Annélides Oligochètes. *Traité de Zoologie*, Direction P.-P. Grassé, Tome V, Premier fascicule, 224-270. Masson & Cie.

B

- BERJON J.-J. et MEUNIER J.-M. (1968) - Contribution à l'étude des caractères cytophysiologiques des ganglions cérébroïdes d'Eisenia foetida Sav. examinés dans diverses conditions expérimentales. *Ann. Ent. Paris*, 29, 4, 433-447.
- BERN H.A., NISHIOKA R.S. et HAGADORN I.R. (1962) - Neurosecretory granules and the organelles of neurosecretory cells. III. *Int. Symp. on Neurosecretion*. Ed Heller H. and Clark R.B., Academic Press, London and New York (21-34).

- BERTOUT M. et DHAINAUT A. (1971) - Etude cytochimique et autoradiographique de l'ovogenèse de Nereis diversicolor O.F. Müller (Annélide Polychète), dans les conditions naturelles et en l'absence d'hormone cérébrale. Gen. Comp. Endoc., 17, 2, 371-387.
- BIANCHI S. (1967) - The amine secreting neurons in the Central Nervous System of the Earthworm (Ectolasion complanatum) and their possible neurosecretory role. Gen. Comp. Endoc., 9, 3, 343-348.
- BOBIN G. et DURCHON M. (1953) - Sur le cerveau d'une Annélide en voie de transformation hétéronéréidienne (Perinereis cultrifera Grube) et sur le déroulement d'un phénomène neurosécréteur. Arch. Anat. micr. Morph. exp., 42, 112-126.
- BRASIL L. (1905) - La résorption phagocytaire des éléments reproducteurs dans les vésicules séminales de Lumbricus herculeus Sav. C. R. Acad. Sc.

C

- CAZAUX (1973) - Contribution à l'étude expérimentale du rôle des ganglions cérébroïdes dans la croissance et le développement sexuel chez le Lombricien Eisenia foetida (Sav.). Thèse Doct. Univ. Univ. Bordeaux I 85 p.
- CHAPRON C. (1969) - Phénomènes de dédifférenciation au cours de la régénération céphalique chez le Lombricien Eisenia foetida unicolor. C. R. Acad. Sc. Paris, 269, 187-190.
- CLARK R.B. (1956) - The Neurosecretory system of the polychaete Nephtys and its role in reproduction. Abs. XX Int. Physiol. Congr. Brussels, 178.
- CLARK R.B. (1966) - The integrative action of a worm's brain. Symp. Soc. exp. Biol., 20, 345-379.
- CLARK R.B. et RUSTON R.J.G. (1963) - The influence of brain extirpation on oogenesis in the polychaete Nereis diversicolor. Gen. Comp. Endoc., 3, 5, 529-241.

D

- DARWIN C. (1887) - Rôle des vers de terre dans la formation de la terre végétale. Traduit de l'anglais par M. Leevêque. C. Reimvald, Ed. Paris.
- DHAINAUT A. (1970) - Contribution à l'étude de la gamétogenèse des Néréidiens (Annélides Polychètes) dans les conditions naturelles et en l'absence d'hormone cérébrale. Thèse Doct. Etat. Université de Lille, 217 p.
- DHAINAUT-COURTOIS N. (1965) - Sur la présence d'un organe photorécepteur dans le cerveau de Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). C. R. Acad. Sc., 261, 1085-1088.
- DHAINAUT-COURTOIS N. (1966) - Etude histologique des cellules nerveuses du cerveau de Nereis pelagica. C. R. Acad. Sci., 263, 1596-1599.
- DHAINAUT-COURTOIS N. (1967) - Etude ultrastructurale des cellules nerveuses du cerveau de Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). C. R. Acad. Sci., 264, 2566-2569.
- 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 Doct. Etat Lille, 164 p.
- DURCHON M. (1951) - L'ablation du prostomium provoque, chez les Néréidiens, la maturation précoce des produits génitaux mâles. C. R. Acad. Sci., 232, 442-443.
- DURCHON M. (1952) - Recherches expérimentales sur deux aspects de la reproduction chez les Annélides Polychètes : l'épitoquie et la stolonisation. Ann. Sc. Nat. Zool. et Biol. anim., 14, 119-206.
- DURCHON M. (1956) - Rôle du cerveau dans la maturation génitale et le déclenchement de l'épitoquie chez les Néréidiens. Ann. Sc. nat. Zool. Biol. anim., 18, 269-273.
- DURCHON M. (1960) - L'endocrinologie chez les Annélides Polychètes. Bull. Soc. Zool Fr., LXXXV, 4, 275-301.

- DURCHON M. (1967) - Endocrinologie des Vers et des Mollusques. Collection "Les grands problèmes de la Biologie". Masson & Cie Ed. 237 p.
- DURCHON M. (1968) - Facteurs trophiques, humoraux et neurosécrétion chez les Invertébrés. Coll. Embr. Exp., Clermont-Ferrand. Ed. Gordon & Breach V, 1, 253-265.
- DURCHON M. et DHAINAUT A. (1964) - Influence de l'hormone cérébrale des Néréidiens sur la croissance des ovocytes. Etude en culture organotypique. C. R. Acad. Sc. Paris, 259, 917-919.
- DURCHON M. et PORCHET M. (1970) - Dosage de l'activité endocrine cérébrale au cours du cycle génital femelle chez Nereis diversicolor O.F. Müller (Annélide Polychète). C. R. Acad. Sc. Paris, 270, 1689-1691.
- DURCHON M. et SCHALLER F. (1964) - Recherches endocrinologiques en culture organotypique chez les Annélides Polychètes. Gen. Comp. Endocr., 4, 4, 427-432.

E

- EHINGER B. et MYHRBERG H.E. (1971) - Neuronal localization of dopamine, noradrenaline and 5-hydroxytryptamine in the central and peripheral nervous system of Lumbricus terrestris (L.). Histochimie, 28, 265-275.

G

- GABE M. (1966) - Neurosecretion. Pergamon Press, 872 p. 17^e édition.
- GALISSIAN A. et GIRARDIE J. (1972) - Etude histologique et ultrastructurale des cellules nerveuses du cerveau d'Eophila dollfusi Tétray (Lumbricidae). C. R. Acad. Sc. Paris, 275, 79-82.
- GERSCH M. et UDE J. (1967) - Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur dynamik neurosekretorischer Zellen von Enchytraeus (Oligochaeta). Z. Zellforsch., 81, 374-389.

- GERSCHENFELD H.M., TRAMEZZANI J.H. et DE ROBERTIS E. (1960) - Ultrastructure and function in neurohypophysis of the toad. *Endocrinology*, 66, 741-762.
- GOLDING D.W. (1972) - Studies in the Comparative Neuroendocrinology of Polychaete Reproduction. *Gen. Comp. Endocr.*, suppl. 3, 580-590.
- GOLDING D.W. et WHITTLE A.C. (1975) - "Secretory and feet". Axon terminals of unusual cytological character and probable neuroglandular significance in Nereis (Polychaeta ; Annelida). *J. Ultrastr. Res.*, 50, 2, 264-276.

H

- HAGADORN I.R. (1958) - Neurosecretion and the brain of the rhynchobdellid leech, Theromyzon rude. *J. Morph.*, 102, 55-90.
- HAGADORN I.R. (1962) - Functional correlates of neurosecretion in the rhynchobdellid leech, Theromyzon rude. *Gen. Comp. Endocr.* 2, 516-540.
- HAGADORN I.R. (1966) - Neurosecretion in the Hirudinea and its possible role in reproduction. *Ann. Zoologist.*, 6, 251-261.
- HAGADORN I.R. (1967) - Hormonal control of spermatogenesis in Hirudo medicinalis. IV Symp. Int. sur la Neurosécrétion. Strasbourg, 219-228.
- HAGADORN I.R., BERN H.A. et NISHIOKA R.S. (1963) - The fine structure of the supraoesophageal ganglion of the rhynchobdellid leech, Theromyzon rude, which special reference at neurosecretion. *Z. Zellforsch.*, 58, 714-758.
- HERLANT-MEEWIS H. (1955) - Neurosécrétion chez les Oligochètes. *Bull. Ac. Roy. Belg.*, 500-509.
- HERLANT-MEEWIS H. (1956 a) - Phénomènes neurosécrétoires et ponte chez Eisenia foetida. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 243, 823-825.
- HERLANT-MEEWIS H. (1956 b) - Croissance et neurosécrétion chez Eisenia foetida (Sav.). *Ann. Sc. Nat., Zool.*, 11e sér., 185-198.
- HERLANT-MEEWIS H. (1956-57) - Reproduction et neurosécrétion chez Eisenia foetida (Sav.). *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 87, 151-183.
- HERLANT-MEEWIS H. (1959) - Phénomènes neurosécrétoires et sexualité chez Eisenia foetida. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 248, 1405-1407.

- HERLANT-MEEWIS H. (1962 a) - Influence de la nutrition sur la reproduction chez Eisenia foetida. C. R. Acad. Sc. Paris, 255, 2187-2188.
- HERLANT-MEEWIS H. (1962 b) - Neurosecretory phenomena during regeneration of nervous centres in Eisenia foetida.
- HERLANT-MEEWIS H. (1966) - Evolution de l'appareil génital d'Eisenia foetida au cours du jeûne, de la régénération postérieure et à la suite de l'ablation de ganglions nerveux. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 96, 4, 189-240.
- HERLANT-MEEWIS H. (1975) - Neurosecretory phenomena during reproduction Oligochaeta. Intersexuality in the animal Kingdom. R. Reinblth Ed. Spring-Verlag - Berlin, Heidelberg, New York, 57-63.
- HERLANT-MEEWIS H. et DELIGNE J. (1965) - Influence of the nervous system on regeneration in Annelids. Proc. Reg. in animals ; North-Holl. Publ. Co Amsterdam, 228-239.
- HERLANT-MEEWIS H. et SCHOUMACKER (1973) - Les cellules neurosécrétrices des ganglions cérébroïdes d'Eisenia foetida. 7th Conf. Eur. Comp. Endocr. Budapest, 3.
- HERLANT-MEEWIS H. et VAN DAMME (1962) - Neurosecretion and wound-healing in Nereis diversicolor. Mem. Soc. Endoc., 12, 287-295.
- HERMANN A. et CIER J.F. (1974) - Précis de Physiologie. Vol. II et IV. Masson & Cie Ed.

K

- KALE R.D. et RAO K.P. (1973) - Studies on neurohumoral induction of compensatory mechanisms in thermal acclimation of poikilotherms. I. Effect of Injection of CNS extract on the metabolism of two species of earthworms. J. Exp. Biol., 59, 655-664.
- KNOWLES F. (1967) - Neuronal properties of Neurosecretory Cells. IV Int. Symp. on Neurosecretion. Ed. F. Stutinsky. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York (8-19).

L

- LATTAUD C. (1974) - Etude en culture organotypique du contrôle du sexe des gamétogenèses chez l'Annélide Oligochète Eisenia foetida f. typica Sav. ; mise en évidence d'une action androgène des tissus testiculaires en présence du système nerveux central. C. R. Acad. Sci. Paris, 279, 935-938.
- LATTAUD C. (1975) - Etude expérimentale du contrôle des sexes des gamétogenèses chez les Annélides Oligochètes Eisenia foetida Sav. et Lumbricus terrestris L. (hermaphrodites à gonades séparées). Thèse 3ème Cycle Univ. Paris VI. 44 p.
- LEEVI J.U., COWDEN R.R. et COLLINS G.H. (1966) - The microscopic anatomy and ultrastructure of the nervous system in the Earthworm (Lumbricus sp.) With emphasis on the relationship between glial cells and neurons. J. Comp. Neurology. 127, 4, 489-509.

M

- MALECHA J. (1970 a) - Etude expérimentale de la maturation sexuelle chez les Hirudinées. Bull. Soc. Zool. Fr., 95, 3, 517-527.
- MALECHA J. (1970 b) - Etude, en culture organotypique, du contrôle hormonal de la spermatogenèse chez Hirudo medicinalis (Hirudinée Gnathobdelliforme). Gen. Comp. Endocr., 12, 2, 313-320.
- MARCEL R. (1970) - Etude in vitro de la régénération céphalique d'Eisenia foetida f. typica Sav. (Annélide Oligochète). Ann. Biol., IX, 7-8, 9-10.
- MARCEL R. et CARDON C. (1974) - Essais de purification du facteur inhibiteur de la régénération céphalique chez Eisenia foetida Sav. f. typica (Annélide Oligochète). C. R. Acad. Sc. Paris, 279, 1545-1548.
- MAZLIAK P. (1975) - Structures et fonctions cellulaires : lysosomes, glyoxysomes, peroxyosomes. Doin Editeur.
- MICHON J. et ALAPHILIPPE F. (1959) - Contribution à l'étude de la neurosécrétion chez les Lumbricidae. C. R. Acad. Sc., 249, 835-837.

MYHRBERG H.E. (1967) - Monoaminergic mechanisms in the nervous system of Lumbricus terrestris. Z. Zellforsch., 81, 311-343.

MYHRBERG H.E. (1971) - Ultrastructural localization of Monoamines in the central nervous system of Lumbricus terrestris (L.) with remarks on neurosecretory vesicles. Z. Zellforsch., 126, 348-362.

O

OOSAKI T. (1966) - Observations on the ultrastructure of Nerve cells in the brain of the earthworm Eisenia foetida, with special reference to neurosecretion. Z. Zellforsch., 72, 534-542.

P

PILGRIM Ch. (1970) - Function of Lysosomes in neurosecretory cells. V Int Symp. on Neurosecretion.

PORCHET M. (1970) - Relations entre le cycle hormonal cérébral et l'évolution ovocytaire chez Perinereis cultrifera G. Gen. Comp. Endocr., 15, 220-231.

R

RELEXANS J.-C. (1970) - Action du jeûne, appliqué dès l'éclosion, sur le développement des gonades d'Eisenia foetida (Annélide Oligochète, Lumbricidé). C. R. Acad. Sc. Paris., 271, 1530-1533.

RELEXANS J.-C. (1974) - Recherche expérimentale des facteurs de la différenciation sexuelle chez l'hermaphrodite simultané Eisenia foetida Sav. (Oligochète, Lumbricidé). Thèse Doct. Etat. Bordeaux.

- ROBERTIS E. De et BENNETT S.H. (1954) - Submicroscopic vesicular component in the synapse. Fed. Proc., 13, 35.
- ROBERTIS E. de et BENNETT S.H. (1955) - Some features of the submicroscopic morphology of synapses in frog and earthworm. J. Biophys. Biochem. Cytol., 1, 1.
- ROBERTIS E. de (1959) - Submicroscopic morphology of the synapse. Int. Rev. Cytol., 8, 61-96.
- ROBERTIS E. de (1962) - Ultrastructure and Function in Some Neurosecretory Systems. III Int. Symp. on Neurosecretion. Ed. H.H. and R.B.C. Academic Press, London and New York, 3-20.
- RÖHLICH P., AROS B. et VIRAGH S. (1970) - Fine structure of photoreceptor cells in the earthworm Lumbricus terrestris. Z. Zellforsch., 104, 345-357.
- RUDE S. (1966) - Monoamine containing neurons in the nerve cord and body wall of Lumbricus terrestris. J. Comp. Neurol., 128, 397-412.
- RUDE S. et LINDER H.J. (1964) - The effect of the brain on spermatogenesis in the oligochaete, Eisenia foetida. Am. Zoologist., 4, 327.
- SAUSSEY M. (1963) - Effets de la décérébration et de l'amputation caudale sur la spermatogenèse d'Allolobophora icterica (Savigny) (Oligochète Lombricien). C.R. Acad. Sc. Paris, 205, 7, 511-513.
- SAUSSEY M. (1966) - Contribution à l'étude des phénomènes de diapause et de régénération caudale chez Allolobophora icterica (Savigny) (Oligochète Lombricien). Mém. Soc. Linn. Normandie, Sect. Zool., 3, 11-158.
- SAUSSEY M. (1970) - Quelques aspects de la sexualité chez les Lombriciens. Bull. Soc. Zool. Fr., 95, 3, 479.
- SCHARREER E. et STANLEY S. (1961) - Neurosecretion XII. The formation of neurosecretory granules in the earthworm Lumbricus terrestris L. Z. Zellforsch., 54, 530-540.
- SCHARREER E. et BROWN S. (1962 a) - Neurosecretion in Lumbricus terrestris. Gen. Comp. Endocr., 2, 1-3.
- SCHARREER E. et STANLEY B. (1962 b) - Electron-microscopic studies of neurosecretory cells in Lumbricus terrestris. III Int. Symp. on Neurosecretion. Ed. H. Heller and R.B. Clark. Academic Press, London and New York, 103-108.

SCHARRER B. et WEITZMAN M. (1970) - Neurosecretion in Invertebrates. V. Int Symp. on Neurosecretion. Ed. W. Bergmann and B. Scharrer. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 10-15.

SCHOUMACKER H. (1969) - Quelques anomalies génitales chez Eisenia foetida (Sav.), Oligochète terricole Lumbricidae. Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 99, 3-4, 169-191.

SEMAL-VAN GANSEN P. (1957/58) - L'appareil circulatoire d'Eisenia foetida Sav. Soc. Roy. Zool. Belg., A. LXXXVIII, 385-395.

T

TAKEUCHI N. (1967) - On the structure of neurosecretory cells in the cerebral ganglion of earthworm, Pheretima communissima. The Science reports of the Tôhoku University, 4th Ser., Biology, XXXIII, 3-4, 429-239.

TAKEUCHI N. (1968) - On the relationship between neurosecretory granules and intracellular membraneous cell organelles in the neurosecretory cell of cerebral ganglion of the Megascolecid earthworm. Sc. Reports of the Tôhoku University, 4th Ser., Biology, XXXIV, 1, 1-110.

TERÄVAINEN H. (1969) - Ultrastructural distribution of cholinesterase activity in the ventral nerve cord of the earthworm Lumbricus terrestris. Histochemie, 18, 177-190.

TOMBES A.S. et DHAINAUT-COURTOIS N. (1974) - The fine structure of the infrace-rebral complex of Perinereis cultrifera Grube (Annelida Polychaeta). Tiss. & Cell, 6, 4, 653-661.

V

VIRGILLIIS G., STANDACHER C., CLEMENTI F. (1968) - Ultrastructure of anterior pituitary cells following cyclic norethindrone-mestranol treatment. 4th European Regional Conference on Electron Microscopy. Ed. Daria Stecchi Bocciarelli. II, 359-360.

VOLRATH L. (1970) - The origin of Synaptic vesicles in neurosecretory axons. V.
Int. Symp. on Neurosecretion. Ed. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg,
New York, 173-176.

W

WHITTLE A.C. et GOLDING D.W. (1974) - The infracerebral gland and cerebral
neuroendocrine complex in phyllodocid polychaetes. Gen. Comp. Endocr.
24, 87-98.

