

50376
1981
108-1

50376
1981
108-1
Numéro d'ordre : 514

UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

THÈSE

présentée

A L'UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

par

Martine VERGER-BOCQUET



CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES ORGANES PHOTORÉCEPTEURS DES SYLLIDAE

STRUCTURE, DÉVELOPPEMENT, RÉGÉNÉRATION, INVOLUTION

Soutenue le 23 Avril 1981, devant la Commission d'Examen

Président et Rapporteur : M. M. DURCHON
Rapporteur : M. J. M. BASSOT
Rapporteur : Mme N. DHAINAUT
Examineur : M. G. DEVAUCHELLE
Examineur : M. A. MUNOZ-CUEVAS
Membre invité : M. A. COOMANS

DOYENS HONORAIRES De l'Ancienne Faculté des Sciences

MM. R. DEFRETIN, H. LEFEBVRE, M. PARREAU.

PROFESSEURS HONORAIRES des Anciennes Facultés de Droit
et Sciences Economiques, des Sciences et des Lettres

MM. ARNOULT, Mme BEAUJEU, BONTE, BROCHARD, CHAPPELON, CHAUDRON, CORDONNIER,
CORSIN, DECUYPER, DEHEUVELS, DEHORS, DION, FAUVEL, FLEURY, P. GERMAIN, GLACET,
GONTIER, HEIN DE BALSAC, HOCQUETTE, KAMPE DE FERIET, KOURGANOFF, LAMOTTE,
LASSERRE, LELONG, Mme LELONG, LHOMME, LIEBAERT, MARTINOT-LAGARDE, MAZET,
MICHEL, PEREZ, ROIG, ROSEAU, ROUELLE, SAVARD, SCHILTZ, WATERLOT, WIEMAN,
ZAMANSKI.

PROFESSEUR EMERITE

M. A. LEBRUN.

ANCIENS PRESIDENTS DE L'UNIVERSITE
DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

MM. R. DEFRETIN, M. PARREAU, J. LOMBARD.

PRESIDENT DE L'UNIVERSITE
DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

M. M. MIGEON.

PROFESSEURS - CLASSE EXCEPTIONNELLE

M. DURCHON Maurice	Biologie Expérimentale
M. GABILLARD Robert	Electronique
M. HEUBEL Joseph	Chimie Minérale
M. MONTREUIL Jean	Biochimie
M. PARREAU Michel	Analyse
Mme SCHWARTZ Marie-Hélène	Géométrie
M. TRIDOT Gabriel	Chimie Appliquée
M. VIVIER Emile	Biologie Cellulaire
M. WERTHEIMER Raymond	Physique Atomique et Moléculaire

PROFESSEURS - 1ère Classe

M. BACCHUS Pierre	Astronomie
M. BEAUFILS Jean-Pierre	Chimie Physique
M. BECART Maurice	Physique Atomique et Moléculaire
M. BIAYS Pierre	Géographie
M. BILLARD Jean	Physique du Solide
M. BONNOT Ernest	Biologie Végétale

M.	BOUGHON Pierre	Algèbre
M.	BOURIQUET Robert	Biologie Végétale
M.	CELET Paul	Géologie Générale
M.	COEURE Gérard	Analyse
M.	CONSTANT Eugène	Electronique
M.	CORDONNIER Vincent	Informatique
M.	DEBOURSE Jean-Pierre	Gestion des Entreprises
M.	DELATTRE Charles	Géologie Générale
M.	ESCAIG Bertrand	Physique du Solide
M.	FAURE Robert	Mécanique
M.	FOOT Jacques	Génie Mécanique
M.	FOURET René	Physique du Solide
M.	GRANELLE Jean-Jacques	Sciences Economiques
M.	GRUSON Laurent	Algèbre
M.	GUILLAUME Jean	Microbiologie
M.	HECTOR Joseph	Géométrie
M.	LADLACHE-COMBIER Alain	Chimie Organique
M.	LACOSTE Louis	Biologie Végétale
M.	LANSRAUX Guy	Physique Atomique et Moléculaire
M.	LAVEINE Jean-Pierre	Paléontologie
M.	LEHMANN Daniel	Géométrie
Mme	LENOBLE Jacqueline	Physique Atomique et Moléculaire
M.	LHOMME Jean	Chimie Organique Biologique
M.	LOMBARD Jacques	Sociologie
M.	LOUCHEUX Claude	Chimie Physique
M.	LUCQUIN Michel	Chimie Physique
M.	MAILLET Pierre	Sciences Economiques
M.	PAQUET Jacques	Géologie Générale
M.	POUZET Pierre	Analyse Numérique
M.	PROUVOST Jean	Minéralogie
M.	SALMER Georges	Electronique
M.	SEGUIER Guy	Electrotechnique
M.	STANKIEWICZ François	Sciences Economiques
M.	TILLIEU Jacques	Physique Théorique
M.	VIDAL Pierre	Automatique
M.	ZEYTOUNIAN Radyadour	Mécanique

PROFESSEURS - 2ème Classe

M.	AL FAKIR Sabah	Algèbre
M.	ANTOINE Philippe	Analyse
M.	BART André	Biologie Animale
Mme	BATTIAU Yvonne	Géographie
M.	BEGUIN Paul	Mécanique
M.	BELLET Jean	Physique Atomique et Moléculaire
M.	BKOUCHE Rudolphe	Algèbre
M.	BOBE Bernard	Sciences Economiques
M.	BODARD Marcel	Biologie Végétale
M.	BOILLY Benoni	Biologie Animale
M.	BOTVIN Jean-Claude	Chimie Minérale
M.	BONNELLE Jean-Pierre	Catalyse
M.	BOSCO Denis	Probabilités
M.	BREZINSKI Claude	Analyse Numérique
M.	BRIDOUX Michel	Chimie Physique
M.	BRUYELLE Pierre	Géographie
M.	CAPURON Alfred	Biologie Animale
M.	CARREZ Christian	Informatique
M.	CHAMLEY Hervé	Géotechnique
M.	CHAPOTON Alain	Electronique

M. COQUERY Jean-Marie	Psychophysiologie
Mme CORSIN Paule	Paléontologie
M. CORTOIS Jean	Physique Nucléaire et Corpusculaire
M. COUTURIER Daniel	Chimie Organique
M. CRAMPON Norbert	Hydrogéologie et Environnement
M. CROSIER Yves	Electronique
Mlle DACHARRY Monique	Géographie
M. DEBRABANT Pierre	Géologie Appliquée
M. DEGAUQUE Pierre	Electronique
M. DELORME Pierre	Physiologie Animale
M. DEMUNTER Paul	Sociologie
M. DE PARIS Jean-Claude	Analyse
M. DEPREZ Gilbert	Physique du Solide et Cristallographie
M. DERIEUX Jean-Claude	Microbiologie
Mlle DESSAUX Odile	Spectroscopie de la Réactivité Chimique
M. DEVRAINNE Pierre	Chimie Minérale
M. DHAINAUT André	Biologie Animale
Mme DHAINAUT Nicole	Biologie Animale
M. DORMARD Serge	Sciences Economiques
M. DOUKHAN Jean-Claude	Physique du Solide
M. DUBOIS Henri	Spectroscopie Hertzienne
M. DUBRULLE Alain	Spectroscopie Hertzienne
M. DUEE Gérard	Géologie
M. DYMONT Arthur	Mécanique
Mme EVRARD Micheline	Chimie Appliquée
M. FLAMME Jean-Marie	Technologie de Construction
M. FONTAINE Hubert	Dynamique des Cristaux
M. FONTAINE Jacques	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M. FOURNET Bernard	Biochimie Structurale
M. GERVAIS Michel	Gestion
M. GLORIEUX Pierre	Physique Moléculaire et Rayonnements Atmosphériques
M. GOBLOT Rémi	Algèbre
M. GOSSELIN Gabriel	Sociologie
M. GOUDMAND Pierre	Chimie Physique
M. GREVET Patrick	Sciences Economiques
M. GUILBAULT Pierre	Physiologie Animale
M. HENRY Jean-Pierre	Génie Mécanique
M. HERMAN Maurice	Physique Spatiale
M. HOUDART René	Physique Atomique et Moléculaire
M. JACOB Gérard	Informatique
M. JACOB Pierre	Probabilités et Statistiques
M. JACQUILLAT Bertrand	Gestion
M. JOURNEL Gérard	Spectroscopie Hertzienne
M. KREMBEL Jean	Biochimie
M. LAURENT François	Automatique
Mme LECLERCQ Ginette	Catalyse
Mlle LEGRAND Denise	Algèbre
Mlle LEGRAND Solange	Algèbre
Mme LEHMANN Josiane	Analyse
M. LEMAIRE Jean	Spectroscopie Hertzienne
M. LENTACKER Firmin	Géographie
M. LEROY Jean-Marie	Méthodologie
M. LEROY Yves	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M. LEVASSEUR Michel	Sciences Economiques
M. LHENAFF René	Géographie
M. LOCQUENEUX Robert	Physique Théorique
M. LOSFELD Joseph	Informatique
M. LOUAGE Francis	Electronique
M. MACKE Bruno	Physique Moléculaire et Rayonnements Atmosphériques

M. MAHIEU Jean-Marie	Physique Atomique et Moléculaire
M. MAIZIERES Christian	Automatique
M ^{lle} MAPOUPET Simone	Probabilités
M. MESSÉLYN Jean	Physique Atomique et Moléculaire
M. MIGEON Michel	Chimie Physique
M. MIGNOT Fulbert	Analyse Numérique
M. MONTEL Marc	Physique du Solide
M. MONTUELLE Bernard	Biologie et Biochimie Appliquées
M ^{me} N'GUYEN VAN CHI Régine	Géographie
M. NICOLE Jacques	Chimie Analytique
M. NOTELET Francis	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M. PARSY Fernand	Mécanique
M ^{lle} PAUPARDIN Colette	Biologie Physiologie Végétales
M. PECOUE Marcel	Chimie Organique
M. PERROT Pierre	Chimie Appliquée
M. PERTUZON Emile	Physiologie Animale
M. PETIT Francis	Chimie Organique, Minérale et Analytique
M. PONSOLLE Louis	Chimie Physique
M. PORCHET Maurice	Biologie Animale
M. POVY Lucien	Automatique
M. RACZY Ladislas	Electronique
M. RAOULT Jean-François	Géologie Structurale
M. RICHARD Alain	Biologie Animale
M. RIETSCH François	Physique des Polymères
M. ROGALSKI Marc	Analyse
M. ROUSSEAU Jean-Paul	Physiologie Animale
M. ROY Jean-Claude	Psychophysiologie
M. SALAMA Pierre	Sciences Economiques
M ^{me} SCHWARZBACH Yvette	Géométrie
M. SCHAMPS Joël	Spectroscopie Moléculaire
M. SIMON Michel	Sociologie
M. SLIWA Henri	Chimie Organique
M. SOMME Jean	Géographie
M ^{lle} SPIK Geneviève	Biochimie
M. STERBOUL François	Informatique
M. TAILLIEZ Roger	Génie Alimentaire
M. THERY Pierre	Electronique, Electrotechnique, Automatique
M. TOULOTTE Jean-Marc	Automatique
M. VANDORPE Bernard	Chimie Minérale
M. VERBERT André	Biochimie
M. VILETTE Michel	Résistance des Matériaux
M. WALLART Francis	Spectrochimie Infrarouge et Raman
M. WATERLOT Michel	Géologie Générale
M. WERNER Georges	Informatique Fondamentale Appliquée
M ^{me} ZINN-JUSTIN Nicole	Algèbre

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DES ORGANES PHOTORÉCEPTEURS DES SYLLIDAE

(ANNÉLIDES POLYCHÈTES)

Structure, développement, régénération, involution

AVANT-PROPOS

Avant d'entreprendre l'exposé de mes résultats, il m'est particulièrement agréable d'exprimer mes très vifs remerciements à Monsieur le Professeur DURCHON, Directeur du L.A. 148 au C.N.R.S. qui a eu l'obligeance de m'accueillir dans son laboratoire et m'a permis de réaliser ce travail. Qu'il veuille bien accepter l'expression de ma profonde gratitude pour les précieux conseils et les encouragements qu'il n'a cessé de me prodiguer en toutes circonstances.

Je tiens également à exprimer toute ma reconnaissance à Monsieur BASSOT, Maître de Recherche au C.N.R.S. qui, lors de mon entrée au C.N.R.S., a accepté d'être mon parrain et de suivre mes recherches. Je suis très sensible à l'honneur qu'il me fait en consentant à juger ce travail.

Il m'est également très agréable d'adresser mes remerciements à Madame le Professeur DHAINAUT qui m'a initiée à la recherche et n'a cessé de me témoigner sa bienveillance. C'est un très grand plaisir de vous avoir parmi les membres du Jury.

Monsieur COOMANS, Professeur à l'Université de Gand, Monsieur DEVAUCHELLE, Professeur à l'Université de Rouen et Monsieur MUNOZ-CUEVAS, Attaché de Recherche au C.N.R.S., m'ont fait l'honneur de s'intéresser à mes recherches. Ils ont accepté de participer à mon Jury de Thèse, je leur en suis profondément reconnaissante.

Je tiens aussi à remercier Monsieur CABIOCH, Sous-Directeur de la Station Biologique de Roscoff et le personnel de cette Station pour l'excellent accueil qui m'a toujours été réservé lors de mes divers séjours.

Je désire aussi exprimer mes remerciements à Monsieur SAUSSEY, Professeur à l'Université de Caen, qui voici quelques années a souvent été sollicité pour récolter des *Syllis amica*.

Je tiens également à exprimer mon amicale reconnaissance à un collègue du laboratoire, Monsieur DESCAMPS, Docteur ès Sciences, avec lequel j'ai discuté et échangé de nombreuses idées. De plus, c'est toujours avec complaisance qu'il a fait fonctionner l'appareil d'irradiation.

Enfin, mes remerciements vont au personnel technique, Messieurs MONTAGNE et DEREMAUX, Madame BONET qui a dactylographié cette Thèse, Madame AUGER et Monsieur LAZARECKI qui ont assuré le tirage des photographies et à tous ceux qui ont contribué plus ou moins directement à la réalisation de ce travail.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	1
MATERIEL ET TECHNIQUES	
I - Matériel	5
A - Espèces étudiées	5
B - Rappel des modalités de la reproduction chez les Syllidiens	5
C - Récolte du matériel	7
D - Elevage au laboratoire	7
II - Techniques	7
A - Microscopie photonique	7
1 - Observation des individus <i>in toto</i>	7
2 - Observation des coupes semi-fines	7
B - Microscopie électronique	7
1 - Techniques classiques	7
2 - Techniques cytochimiques	8
CHAPITRE I - ETUDE DES ORGANES PHOTORECEPTEURS DE TYPE SOUCHE ET DE LEUR ORGANOGENESE LARVAIRE	
I - Etude infrastructurale des organes photorécepteurs chez la souche	9
A - Etude de l'oeil de souche de <i>Syllis amica</i> (<i>Syllinae</i>)	9
1 - Localisation	9
2 - Structure de l'oeil	10
3 - Conclusions	13
B - Etude de l'oeil de souche d' <i>Autolytus pictus</i> (<i>Autolytinae</i>)	13
1 - Localisation	13
2 - Structure de l'oeil	14
3 - Conclusions	15
C - Etude de l'oeil d' <i>Odontosyllis ctenostoma</i> (<i>Eusyllinae</i>)	17
1 - Structure de l'oeil	17
2 - Conclusions	19

	Pages
D - Etude de l'oeil de quelques autres espèces de <i>Syllidae</i> appartenant aux trois sous-familles envisagées précédemment	19
1 - Etude de l'oeil de souche d'espèces appartenant à la sous-famille des <i>Syllinae</i> (<i>S. spongicola</i> , <i>S. vittata</i> , <i>S. hrohnii</i> et <i>S. variegata</i>)	21
2 - Etude de l'oeil de souche d'espèces appartenant à la sous-famille des <i>Autolytinae</i> (<i>A. edwardsi</i> , <i>A. aurantiacus</i> et <i>M. pinnigera</i>)	21
3 - Etude de l'oeil d'une espèce appartenant à la sous-famille des <i>Eusyllinae</i> (<i>Pterosyllis formosa</i>)	22
4 - Conclusions	25
E - Discussion	25
1 - Constitution de l'oeil	25
2 - La cellule sensorielle	29
a - Les granules pigmentaires	29
b - La formation ciliaire	31
c - Les canalicules de réticulum endoplasmique	31
II - Etude infrastructurale des organes photorécepteurs des larves de <i>Syllis amica</i>	33
A - Obtention des larves et développement	34
B - Infrastructure de l'oeil larvaire	34
C - Conclusions	35
Résumé	36

CHAPITRE II - ETUDE DE LA STRUCTURE ET DE L'ORGANOGENESE DES YEUX DE STOLON

I - Etude infrastructurale des organes photorécepteurs des stolons matures	39
--	----

	Pages
A - Etude de l'oeil de stolon des <i>Syllinae</i>	39
1 - Oeil de stolon de <i>Syllis amica</i>	39
a - Obtention des stolons	39
b - Structure de l'oeil	39
c - Conclusions. Comparaison entre l'oeil de souche et l'oeil de stolon	43
2 - Oeil de stolon de <i>S. variegata</i> et <i>S. krohnii</i>	44
a - Obtention des stolons	44
b - Structure de l'oeil	44
c - Conclusions	45
B - Etude de l'oeil de stolon d' <i>Autolytus pictus</i>	45
1 - Obtention des stolons	45
2 - Structure de l'oeil	46
3 - Conclusions	47
C - Etude des taches oculaires du stolon de <i>Syllis spongicola</i>	47
1 - Techniques	47
2 - Structure des taches oculaires	48
3 - Conclusions	50
D - Discussion	52
1 - Hypertrophie oculaire	52
2 - Formations "paracristallines"	52
3 - Analogie structurale entre l'oeil de souche et celui de stolon	56
II - Etude infrastructurale de l'organogenèse de l'oeil de stolon	57
A - <i>Syllis amica</i>	57
1 - Définition des divers stades de la stolonisation	57
2 - Structure de l'oeil de stolon aux différents stades du développement	57
3 - Discussion	65
a - L'étude du développement de l'oeil de stolon permet de repérer quelques périodes importantes	65
b - L'étude de l'organogenèse de l'oeil de stolon permet d'expliquer le processus de différenciation du prolongement photorécepteur de la cellule sensorielle	65

	Pages
c - Présence de microtubules et de microfi- laments au cours de l'organogenèse de l'oeil de stolon	69
d - L'étude de l'organogenèse de l'oeil de stolon permet d'envisager le mode de différenciation des granules pigmentaires	71
B - <i>Autolytus pictus</i>	72
1 - Définition des divers stades de la différenciation oculaire	73
2 - Structure de l'oeil de stolon aux différents stades du développement	73
3 - Discussion	77
a - Différenciation du prolongement apical de la cellule sensorielle	77
b - Les lysosomes	77
c - Origine de la lentille	78
Résumé	79

CHAPITRE III - ETUDE DE LA REGENERATION DES ORGANES PHOTORECEPTEURS

I - Etude de la morphologie de la tête régénérée selon le niveau antéro-postérieur de l'amputation	81
A - Résultats	81
1 - Individus au repos sexuel au moment de l'amputation	81
a - Amputation des cinq premiers métamères	81
b - Amputation au milieu de l'individu	81
c - Amputation des métamères antérieurs aux 30 derniers	84
d - Conclusions	84
2 - Etude de la tête régénérée sur le stolon	84
a - Sur un stolon de stade 3	84
b - Sur un stolon de stade 5	86
c - Conclusions	86
B - Discussion	86

	Pages
II - Etude infrastructurale de l'oeil régénéré	87
A - Résultats	87
1 - Oeil régénéré obtenu après amputation des cinq premiers métamères	87
2 - Oeil régénéré obtenu après amputation au milieu de l'individu	88
3 - Oeil régénéré obtenu après amputation des métamères antérieurs aux 30 derniers	88
4 - Oeil régénéré sur un stolon de stade 3	90
5 - Oeil régénéré sur un stolon de stade 5	90
B - Discussion	91
III - Etude infrastructurale de la différenciation des yeux régénérés	92
A - Infrastructure de l'oeil en début de différenciation régénératrice	92
B - Infrastructure de l'oeil en cours de différenciation régénératrice	94
C - Conclusions	96
IV - Etude des yeux régénérés après castration aux rayons X	97
A - Protocole expérimental	97
B - Types d'yeux régénérés obtenus après castration aux rayons X	98
C - Etude infrastructurale des yeux régénérés après castration aux rayons X	100
1 - Après castration totale	100
2 - Après castration partielle	100
Résumé	100

CHAPITRE IV - ETUDE DE L'INVOLUTION DES ORGANES PHOTORECEPTEURS
DU STOLON

I - Etude expérimentale de la régression de la tête stoloniale et des organes photorécepteurs	103
A - Rappel des travaux de DURCHON et WISSOCQ (1962, 1964) réalisés sur <i>A. pictus</i>	103
B - Chez <i>S. amica</i>	103
1 - Chez les individus en stolonisation expérimentale	103
2 - Chez les individus en stolonisation naturelle	104
II - Etude infrastructurale de l'involution des organes photorécepteurs du stolon	104
A - Involution de l'oeil du stolon d' <i>Autolytus pictus</i>	104
1 - Définition des différents stades de l'involution	104
2 - Structure de l'oeil aux différents stades de l'involution	105
3 - Conclusions	110
B - Involution de l'oeil du stolon de <i>Syllis amica</i>	110
1 - Résultats	111
2 - Conclusions	111
C - Discussion	112
1 - Modifications du réticulum endoplasmique et vacuolisation	112
2 - Les lysosomes secondaires et les corps résiduels	112
3 - Les gouttelettes lipidiques	113
4 - Les noyaux	113
Résumé	115
CONCLUSION GENERALE	117
BIBLIOGRAPHIE	123

INTRODUCTION

Ce travail est consacré à l'étude des organes oculaires d'une famille d'Annélides Polychètes : les Syllidiens.

Certes, les organes visuels ont déjà été très largement étudiés. Il est probable qu'EAKIN (1963, 1965, 1968) en proposant un schéma pour l'évolution phylogénétique de ces structures ait suscité un grand nombre de travaux. Cet auteur distingue deux sortes d'organes photorécepteurs : les uns de type ciliaire qui se développent à partir d'une évagination ciliaire de la cellule photoréceptrice, les autres de type rhabdomérique, formés directement à partir de la membrane cellulaire. Le premier type se rencontre chez les Deutérostomiens tandis que le second s'observe chez les Protostomiens. La distinction n'a toutefois pas de caractère absolu ; une structure ciliaire a en effet été observée de plus en plus souvent parmi les microvillosités des photorécepteurs rhabdomériques. Aussi, depuis quelques années, cette théorie a été controversée (VANFLETEREN et COOMANS, 1976 ; SALVINI-PLAWEN et MAYR, 1977).

La structure de l'organe photorécepteur des Polychètes a fait l'objet de nombreuses études depuis les travaux en microscopie optique de DE QUATREFAGES (1850), GREEF (1875), MEYER (1882), ANDREWS (1891), MALAQUIN (1893), HESSE (1899) et PFLUGFELDER (1932).

L'étude infrastructurale des ocelles cérébraux a été réalisée chez les *Nereidae* (EAKIN, 1963 ; FISCHER et BRÖKELMANN, 1965, 1966 ; DORSETT et HYDE, 1968), les *Opheliidae* (HERMANS et CLONEY, 1966), les *Phyllodocidae* (WHITTLE et GOLDING, 1974), les *Alciopidae* (HERMANS et EAKIN, 1974), les *Nephtydidae* (ZAHID et GOLDING, 1974), les *Polynoïdae* (SINGLA, 1975), les *Flabelligeridae* (SPIES, 1975) et les *Sabellidae* (ERMAK et EAKIN, 1976). De ces études, il ressort que les organes photorécepteurs cérébraux des Polychètes présentent une grande diversité de structure (vision directe ou indirecte, lentille de "type cellulaire" ou sécrétée). Mais, dans tous les cas, l'organe visuel est formé par la juxtaposition de deux types cellulaires : les cellules sensorielles et les cellules de soutien auxquelles s'ajoute parfois une cellule sécrétrice. La cellule sensorielle, toujours pourvue de nombreuses microvillosités rhabdomériques, renferme assez souvent une formation ciliaire plus ou moins développée.

Chez les Polychètes, des structures photoréceptrices ont été décrites dans d'autres régions du corps. Il s'agit des taches oculaires des filaments branchiaux des *Sabellidae* (KERNEIS, 1966, 1968 a et b, 1971, 1975 ;

KRASNE et LAWRENCE, 1966), des ocelles segmentaires des *Opheliidae* (HERMANS, 1969), des ocelles pygidiaux des *Sabellidae* (ERMAK et EAKIN, 1976) et des photorécepteurs qualifiés d'extraoculaires par CORBIERE-TICHANE (1977). Ces dernières structures ont été mises en évidence dans les ganglions cérébroïdes des *Nereidae* (DHAINAUT-COURTOIS, 1965, 1968, 1970) et des *Glyceridae* (MANARANCHE, 1968, 1971), dans le cerveau des *Opheliidae* (HERMANS et CLONEY, 1966) et immédiatement derrière la paire d'yeux antérieurs chez les *Phyllodocidae* (WHITTLE et GOLDING, 1974). Alors que les cellules photosensibles des ocelles cérébraux sont de nature rhabdomérique, les cellules sensorielles des ocelles branchiaux des *Sabellidae* et la majorité des photorécepteurs extraoculaires sont de type ciliaire. D'autre part, il faut remarquer que certaines de ces structures photoréceptrices se forment secondairement après la métamorphose de la larve.

Les études réalisées jusqu'à ce jour chez les Annélides Polychètes intéressent donc un nombre relativement important de familles ; il pouvait paraître inopportun de les étendre aux Syllidiens.

Les raisons qui nous ont conduit à reprendre ces recherches chez les *Syllidae* résident d'une part dans la diversité des types d'organes photorécepteurs selon les sous-familles et d'autre part dans l'approche expérimentale qui pouvait être entreprise dans l'étude de l'organogenèse de ces formations.

MALAQUIN (1893) avait déjà mis en évidence la diversification et la gradation dans la complexité de l'appareil oculaire de ces Polychètes au cours de ses recherches poursuivies en microscopie photonique.

Les yeux des Syllidiens présentent aussi des variations de structures corrélatives de la reproduction. Chez les espèces à reproduction directe (épitoquie) on assiste à une hypertrophie oculaire au moment de la différenciation des produits génitaux. Chez d'autres espèces la reproduction s'effectue par schizogamie (stolonisation) ; les segments postérieurs qui contiennent les produits génitaux constituent le stolon qui différencie un segment céphalique pourvu d'yeux de grande taille ou présente des "taches oculaires" à la base des parapodes.

Les Syllidiens possèdent aussi des potentialités de régénération antérieure et selon que celle-ci survient au moment ou non de la sexualisation on enregistre des différences dans la morphologie des organes oculaires

Enfin, il a été montré antérieurement (OKADA, 1934 ; DURCHON et WISSOCQ, 1962, 1964) qu'il était possible d'obtenir l'involution expérimentale des yeux de stolon chez le Syllidien *Autolytus pictus*.

Toutes ces raisons nous ont conduit à entreprendre une étude à l'échelle infrastructurale des formations oculaires chez les Syllidiens.

Nous envisagerons successivement :

- la structure des organes photorécepteurs formés lors de l'ontogenèse,
- la structure et l'organogenèse des formations oculaires différenciées secondairement durant la stolonisation,
- la structure de l'oeil régénéré et sa différenciation selon le niveau antéro-postérieur de l'amputation,
- l'involution des yeux de stolon en cours de différenciation.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

I - MATERIELA - Espèces étudiées

L'étude de l'organe photorécepteur a été entreprise sur plusieurs espèces d'Annélides Polychètes appartenant à la famille des *Syllidae*. Celles-ci ont été regroupées dans le tableau I.

Tableau I

S/F : <i>Syllinae</i>	S/F : <i>Autolytinae</i>	S/F : <i>Eusyllinae</i>
<i>Syllis amica</i> Quatrefages	<i>Autolytus pictus</i> Ehlers	<i>Odontosyllis ctenostoma</i> Claparède
<i>Syllis spongicola</i> Grube	<i>Autolytus aurantiacus</i> Claparède	<i>Pterosyllis formosa</i> Claparède
<i>Syllis krohnii</i> Ehlers	<i>Autolytus edwardsi</i> Saint-Joseph	
<i>Syllis variegata</i> Grube	<i>Myrianida pinnigera</i> Montagu	
<i>Syllis vittata</i> Grube		

B - Rappel des modalités de la reproduction chez les Syllidiens

Chez les Syllidiens, la reproduction peut s'effectuer soit directement (épitoquie) soit par scissiparité et bourgeonnement (stolonisation ou schizogamie). Dans ce dernier cas, les segments postérieurs de l'individu donnent naissance à un stolon qui renferme les produits génitaux. A maturité sexuelle, ce dernier se détache et libère les gamètes. La partie antérieure du ver qui reste asexuée porte le nom de souche. MALAQUIN (1893) a observé et décrit plusieurs types de stolonisation selon que le stolon individualise ou non une tête et selon que la souche régénère plus ou moins vite les segments qui sont entrés en sexualisation. DURCHON en 1967 les a regroupés en un schéma (Fig. 1).

Lorsque la tête de stolon se forme, celle-ci peut apparaître soit sur un segment quelconque du corps (*S. amica*) en avant de la région sexuée, soit sur un métamère prédéterminé (*A. pictus*). Cette tête, selon les espèces, est plus ou moins bien différenciée ; absents chez la forme acéphale, les appendices céphaliques sont au nombre de cinq chez la forme *ioda*. Un dimorphisme sexuel au niveau des organes sensoriels céphaliques se rencontre chez tous les *Autolytinae* qui se reproduisent par schizogamie.

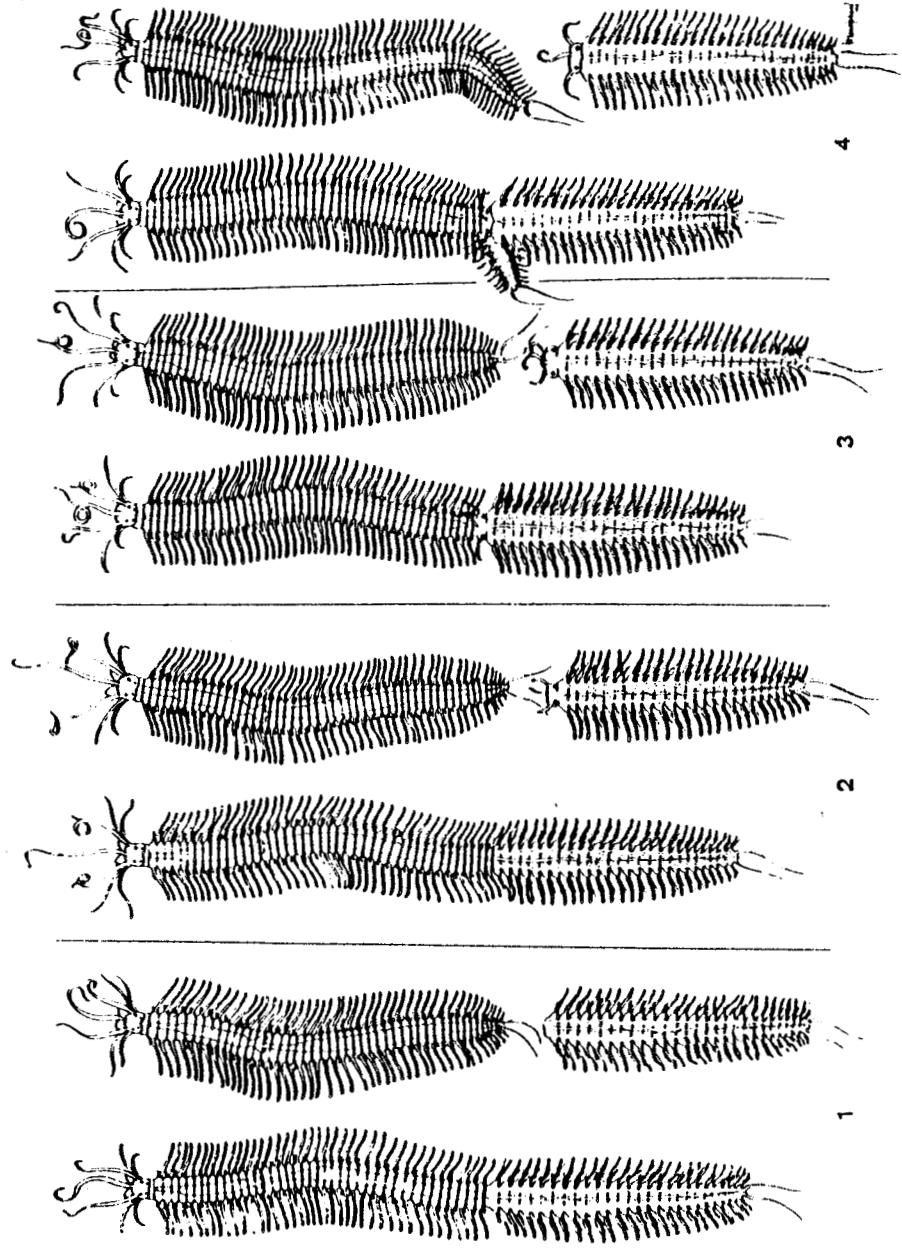


Figure 1 - Différents types de stolonisation chez les Syllinae.

- 1 : Stolonisation par scissiparité simple (*S. spongicola*) ;
- 2 : Stolonisation architomique (*S. gracilis*) ;
- 3 : Stolonisation paratomique (*S. amica*) ;
- 4 : Stolonisation paratomique avec bourgeonnement pygidial (*T. zebra*).

(DURCHON, 1967).

C - Récolte du matériel

La plupart des Syllidiens ont été récoltés à proximité de la Station Biologique de Roscoff. Dans la majorité des cas, il suffit de ramasser des crampons de Laminaires que l'on dépose dans des cuvettes remplies d'eau de mer ; les animaux sortent de ce biotope après un certain laps de temps. D'autres espèces s'obtiennent en plus grand nombre lors de dragages côtiers. Ceux-ci ont été réalisés en Baie de Morlaix pour *A. pictus* et *S. spongicola*. Quant à l'espèce *S. amica* qui vit dans les fissures des rochers, sa récolte a eu lieu soit à Roscoff, soit à Nacqueville près de Cherbourg.

D - Elevage au laboratoire

Les animaux sont isolés en boîte de Pétri, remplies d'eau de mer filtrée et contenant un morceau de papier filtre. L'eau est renouvelée une fois par semaine, plus souvent lorsque des individus ont été opérés. Les vers sont toujours soumis à un jeûne total et maintenus à la température du laboratoire (19°C).

II - TECHNIQUES

A - Microscopie photonique

1 - Observation des individus *in toto*

Les animaux anesthésiés par un bref séjour dans une solution de chlorure de magnésium à 77,7 ‰ dans l'eau distillée, sont placés entre lame et lamelle dans une goutte d'eau de mer additionnée de chlorure de magnésium.

2 - Observation des coupes semi-fines

Ces dernières sont colorées par le bleu azur.

B - Microscopie électronique

1 - Techniques classiques

La partie antérieure de la souche ou du stolon est prélevée après anesthésie par immersion dans une solution de chlorure de magnésium à 77,7 ‰ dans l'eau distillée. Elle est fixée au glutaraldéhyde à 3 % en tampon phosphate de Sørensen (0,2 M) avec addition d'eau salée à

25 g de NaCl pour 1000. Cette fixation dure trois heures à 4°C. Les pièces, rincées pendant une nuit à 4°C dans un liquide de lavage (tampon phosphate 0,4 M : 1 vol, sucrose 0,33 M : 3 vol) sont ensuite soumises à une postfixation (solution à 1 % de tétroxyde d'osmium dans le tampon 0,2 M) durant une heure à la température du laboratoire. La déshydratation par l'acétone est suivie de l'inclusion dans l'araldite. Les coupes sont contrastées par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb préparé selon REYNOLDS (1963).

2 - Techniques cytochimiques

a - Mise en évidence de l'activité phosphatasique acide

L'activité de la phosphatase acide a été mise en évidence par la méthode décrite par BERTOUT (1976), dérivant de celle de MILLER et PALADE (1964). Les pièces, de petite taille (1 à 2 métamères), subissent une fixation assez courte (1 heure) par une solution de glutaraldéhyde à 1,65 % dans le tampon cacodylate 0,2 M additionné de 17 % de sucrose. Un lavage d'une nuit dans un liquide constitué par un volume de tampon cacodylate 0,4 M et 1 volume de sucrose 1 M, est suivi d'une incubation d'une heure à 37°C dans le milieu de GOMORI (1952) contenant du β glycérophosphate de sodium et du nitrate de plomb. Les pièces sont ensuite rincées rapidement à 4°C dans le formaldéhyde à 1 %, l'acide acétique à 2 % et à nouveau dans le formaldéhyde à 1 %. Les pièces sont soumises à une postfixation osmiée à 1 % dans le tampon cacodylate additionné de sucrose pendant 1 heure à 4°C. Les coupes sont observées soit directement, soit après passage dans l'acétate d'uranyle.

b - Caractérisation des polysaccharides

Les coupes ultrafines déposées sur des grilles en or ont été traitées selon la méthode de SELIGMAN modifiée par THIERY (1967) (acide périodique - thiocarbohydrazide - protéinate d'argent).

CHAPITRE I

ÉTUDE DES ORGANES PHOTORÉCEPTEURS DE TYPE SOUCHE
ET DE LEUR ORGANOGÈNESE LARVAIRE

I - ETUDE INFRASTRUCTURALE DES ORGANES PHOTORECEPTEURS CHEZ LA SOUCHE

Certains résultats relatifs aux yeux de la souche des *Syllidae* ont déjà été publiés antérieurement (BOCQUET et DHAINAUT-COURTOIS, 1972, 1973a ; BOCQUET, 1976). Pour permettre une meilleure compréhension et faciliter la comparaison avec les autres types d'yeux nous préférons néanmoins reprendre l'ensemble des descriptions.

A - Etude de l'oeil de souche de *Syllis amica* (Syllinae)

1 - Localisation

Les deux paires d'yeux, rouges, s'observent sur la face dorsale du prostomium, de part et d'autre du cerveau (Pl. I, fig. b). La paire antérieure, généralement plus développée, est placée plus latéralement que la paire postérieure, très dorsale (Pl. I, fig. a). Une vue générale de l'oeil en microscopie électronique montre que celui-ci se situe assez profondément sous les cellules épidermiques (Pl. I, fig. c). Ces dernières (Pl. I, fig. d), étroitement emboîtées les unes dans les autres par de profondes invaginations de leurs membranes adjacentes, ont été décrites antérieurement (BOILLY, 1968). Elles se caractérisent par la présence de vacuoles au contenu plus ou moins dense aux électrons (Pl. I, fig. e). Celles-ci se rencontrent surtout en grand nombre dans la région sous-cuticulaire.

D'autres cellules s'intercalent entre la couche épidermique et la cavité oculaire (Pl. I, fig. c). Elles se localisent à l'endroit où la ceinture pigmentaire est interrompue, de part et d'autre des fibres qui proviennent de la cuticule (Pl. II, figs a et b). Le noyau, d'aspect assez dense et fortement lobé (Pl. II, fig. c), rappelle celui des cellules de soutien. Les nombreuses digitations des parties proches de la cavité oculaire permettent un contact étroit avec les prolongements apicaux des cellules de soutien. Outre les inclusions cytoplasmiques classiques, il faut noter la présence de petites vésicules denses aux électrons (Pl. II, figs c et d), et celle d'une formation ciliaire souvent représentée par un centriole (Pl. II, fig. d); un cil rudimentaire a néanmoins été observé.

A la périphérie de l'oeil, immédiatement après le corps cellulaire des cellules rétinienne et parfois parmi les prolongements terminaux de ces derniers s'observent des cellules qui se caractérisent par la

présence de nombreuses vésicules au contenu dense aux électrons (Pl. III, fig. b). La taille et l'aspect de ces "grains" sont assez variables d'une cellule à l'autre, mais constants pour une même cellule. Des sections du nerf optique se rencontrent souvent entre le cerveau et la couche rétinienne mais la continuité entre ces deux parties est difficile à mettre en évidence.

2 - Structure de l'oeil

a - Description générale

L'oeil comprend trois parties distinctes (Pl. I, fig. c). La couche rétinienne profonde et périphérique renferme les corps cellulaires des cellules de soutien et des cellules photoréceptrices. La couche pigmentaire en forme de couronne ou de cupule, repérable grâce au regroupement des granules de pigment, délimite la cavité oculaire où l'on distingue les prolongements apicaux des cellules rétiennes.

b - Structure fine des divers types cellulaires

* Les cellules de soutien

Elles sont multipolaires. Du corps cellulaire émanent plusieurs prolongements ; l'un apical s'étend dans la cavité oculaire et les autres se dirigent vers la région nerveuse sous-jacente. Ces cellules se caractérisent par l'abondance des granules pigmentaires. Absents de la cavité oculaire, ceux-ci se concentrent dans la région apicale du corps cellulaire et donnent naissance à la couche pigmentaire ; quelques-uns s'échelonnent cependant dans les prolongements basaux. Ces granules d'aspect homogène se trouvent altérés lors de la mise en évidence des polysaccharides par la technique de THIERY (Pl. III, fig. c). Entre ces granules, il est fréquent d'observer des particules de glycogène (Pl. III, fig. c). Le noyau se rencontre assez souvent à la périphérie de la couche pigmentaire ; d'aspect assez dense, il est très fortement lobé (Pl. III, fig. e). De la région distale du corps cellulaire émanent le prolongement apical ainsi que quelques petites microvillosités. Dans la cavité oculaire ce prolongement (Pl. III, fig. a) chemine entre les microvillosités des cellules sensorielles adjacentes et se dichotomise dans sa partie distale. Il renferme quelques amas de glycogène, de petites vésicules au contenu plus ou moins dense aux électrons, des microtubules orientés longitudinalement et un faisceau de filaments plus ou moins développé qui semble s'élever du corps cellulaire.

* Les cellules sensorielles

Situées entre les cellules de soutien, elles ne possèdent pas de granules pigmentaires. Elles sont bipolaires. La partie distale du corps cellulaire fortement rétrécie au niveau de la cupule pigmentaire pour former le col de cette cellule, se poursuit dans la cavité oculaire par une extrémité garnie de nombreuses microvillosités (Pl. III, fig. b). La partie basale se continue par un prolongement qui se dirige vers les couches nerveuses sous-jacentes. Dans le corps cellulaire se rencontrent un appareil de Golgi et un réseau ergastoplasmique peu important, quelques corps denses (Pl. III, fig. g), des amas de glycogène, de nombreuses vésicules polymorphes, des mitochondries et des corps multivésiculaires (Pl. III, fig. g) ; ces derniers sont parfois fortement développés (Pl. III, fig. h). Le noyau d'aspect assez clair a une forme régulière (Pl. III, fig. b). Dans le col, zone rétrécie où s'établit un contact étroit entre la cellule sensorielle et les cellules de soutien adjacentes grâce à des desmosomes septés (Pl. III, fig. f), se distingue parfois l'extrémité d'une racine ciliaire (Pl. III, fig. f). Celle-ci traverse généralement le prolongement apical et se poursuit par un cil rudimentaire (Pl. II, fig. e). Le prolongement émet latéralement de nombreuses microvillosités (Pl. II, fig. e) et renferme dans sa région basale parmi les quelques rares mitochondries et corps multivésiculaires, quelques canalicules de réticulum endoplasmique empilés les uns sur les autres (Pl. III, fig. d) ; leur nombre est souvent inférieur à la dizaine.

c - Cavité oculaire

Elle renferme les prolongements apicaux des cellules de soutien et des cellules sensorielles (Pl. II, fig. e). Ces derniers sont situés à la périphérie de la cavité tandis que ceux des cellules de soutien s'élèvent jusque dans la partie distale ; leur extrémité dichotomisée entre en contact avec les fibres de la cuticule qui s'invagine à ce niveau.

d - Nature des granules pigmentaires
de la cellule de soutien

Sur l'animal vivant les yeux sont rouges ; cette coloration s'observe encore généralement sur coupe histologique. Cependant, après la méthode de coloration de CLARK R.B. (1955) qui fait intervenir une oxydation par le permanganate de potassium et l'acide sulfurique concentré, la cupule pigmentaire rouge n'est plus visible. D'après ces constatations on pourrait penser que le pigment contenu dans les cellules de soutien est de nature mélanique.

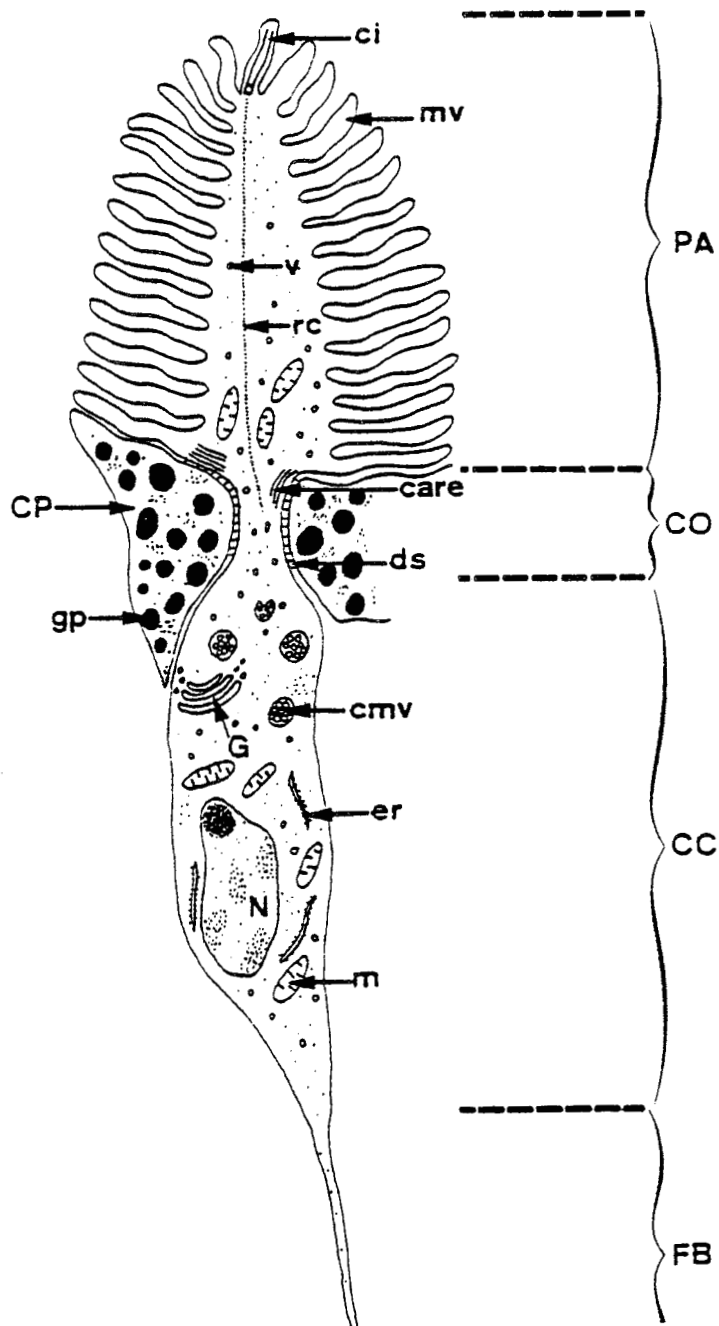


Figure 2 - Représentation schématique d'une cellule sensorielle. Remarquer les trois parties essentielles : la fibre basale (FB), le corps cellulaire (CC) avec le col (CO) et le prolongement apical (PA).

care : canalicule de réticulum endoplasmique ; ci : cil rudimentaire ; cmv : corps multivésiculaire ; CP : cellule de soutien ; ds : desmosome septé ; er : ergastoplasme ; G : dictyosome ; gp : granule pigmentaire ; m : mitochondrie ; mv : microvillosité ; N : noyau ; rc : racine ciliaire ; v : vésicule.

BHS
LILLE

La mise en évidence histologique de la mélanine fait appel à plusieurs réactions : l'insolubilité dans tous les solvants organiques, la décoloration par oxydation (dépigmentation ou blanchiment) et le caractère réducteur.

Le pigment contenu dans les cellules de soutien est insoluble dans l'éthanol et dans l'acétone. Il est blanchi par l'eau oxygénée à 20 volumes et par le mélange permanganate de potassium - acide sulfurique. C'est un réducteur du nitrate d'argent suivant la méthode de LILLIE. Par contre, nous n'avons pas pu obtenir la réduction du ferricyanure ferrique suivant LILLIE. Ces résultats ne nous permettent pas d'établir avec certitude la nature du pigment contenu dans les cellules de soutien. Quoique souhaitable, l'étude biochimique est difficilement réalisable étant donné la petite taille des organes visuels (diamètre : 25 μ m).

3 - Conclusions

L'oeil de souche de *S. amica* est un oeil simple. Il est formé par la juxtaposition de deux types cellulaires : les cellules sensorielles photoréceptrices et les cellules de soutien pigmentaires. Leurs dispositions respectives font que l'organe visuel est à vision directe ; l'extrémité distale photosensible est en effet orientée vers la cuticule.

L'absence de lentille de "type sécrété" mérite d'être soulignée ; il existe cependant une lentille qualifiée de "type cellulaire" ; elle est constituée par les prolongements apicaux des cellules de soutien qui se dichotomisent au coeur de la cavité oculaire.

La cellule sensorielle (Fig. 2) est dépourvue de granules pigmentaires ; nous verrons ultérieurement que ceci n'est pas une règle générale chez les *Syllidae*. Le prolongement apical photorécepteur est garni latéralement d'un grand nombre de microvillosités plus ou moins enchevêtrées ; il renferme en outre une formation ciliaire représentée par un cil rudimentaire, un centriole et une racine ciliaire. La présence d'une telle formation fera l'objet d'une étude détaillée dans la discussion de ce chapitre.

B - Etude de l'oeil de souche d'*Autolytus pictus* (Autolytinae)

1 - Localisation

Situées sur la face dorsale du prostomium (Pl. IV, fig. a), les deux paires d'yeux, rouges, sont beaucoup plus développées que celles de *S. amica* ; les yeux antérieurs et postérieurs ne sont cependant pas coalescents.

2 - Structure de l'oeil

a - Description générale

Comme chez *S. amica* l'oeil est constitué de trois parties (Pl. IV, figs b et c). La couche rétinienne renferme les corps cellulaires des cellules photoréceptrices et des cellules de soutien. La couche pigmentaire est formée par le regroupement des granules de pigment ; elle délimite la cavité oculaire dans laquelle se rencontrent les prolongements apicaux des cellules rétinienne et une volumineuse lentille, corps réfringent résultant d'une sécrétion (Pl. IV, fig. c).

b - Structure fine des divers types cellulaires

* Les cellules de soutien

Le noyau est situé dans la partie basale du corps cellulaire ; de nombreux granules pigmentaires occupent une position apicale. De cette région émanent quelques petites microvillosités et un prolongement apical (Pl. V, fig. a). Ce dernier chemine entre les prolongements apicaux des cellules sensorielles et entre en contact avec la lentille après s'être divisé dans sa région terminale (Fig. 3). Les prolongements des cellules de soutien forment ainsi une sorte de manchon qui entoure la lentille (Pl. V, fig. d). Ils renferment des filaments disposés en un faisceau orienté longitudinalement (Pl. V, fig. a), quelques microtubules (Pl. V, fig. d) et quelques vésicules au centre dense aux électrons (Pl. V, fig. d). Aucun granule pigmentaire n'est visible dans ces prolongements.

* Les cellules sensorielles

La disposition respective des deux types cellulaires (cellule sensorielle et cellule de soutien) s'avère identique à celle observée chez *S. amica*. Le corps cellulaire renferme le noyau et les organites cytoplasmiques classiques ; en outre il contient de nombreux corps multivésiculaires (Pl. V, fig. g). Au niveau du col, lieu de passage à travers la couche pigmentaire, des desmosomes septés réunissent étroitement la cellule sensorielle et les cellules de soutien adjacentes. Cette partie possède des vésicules, quelques mitochondries et amas de glycogène et de nombreux granules pigmentaires. Ces derniers diffèrent sensiblement de ceux des cellules de soutien ; la masse de pigment proprement dite n'occupe généralement qu'une partie du granule ;

dans l'autre partie, moins dense aux électrons, s'observent des sous-unités membranaires (Pl. V, fig. c). Le col se poursuit par le prolongement apical. Celui-ci émet latéralement de nombreuses microvillosités au parcours plus ou moins sinueux ; la région médiane de ces dernières contient de fines granulations. La partie centrale du prolongement renferme de nombreux granules de pigment, quelques mitochondries, parfois une ou deux gouttelettes lipidiques (Pl. V, fig. i) et des canalicules de réticulum endoplasmique (Pl. V, figs e, f et i). Ces derniers, assez nombreux, sont situés dans tout le prolongement ; ils ne semblent pas pénétrer dans les microvillosités. On note également la présence d'une formation ciliaire, représentée par une racine ciliaire (Pl. V, fig. h), un centriole et un cil rudimentaire (Pl. V, fig. b) souvent logé à l'apex du segment photosensible.

c - Cavité oculaire... La lentille

La lentille se présente comme un corps dense résultant d'une sécrétion. Sa nature chimique reste inconnue ; cependant la technique de SELIGMAN modifiée par THIERY (TCH, 27 heures) fait apparaître des zones de densités différentes (Pl. IV, fig. e).

Elle est formée de deux parties séparées par une constriction (Pl. IV, fig. c). La partie proximale, logée dans la cavité oculaire, repose sur les prolongements apicaux des cellules de soutien. La partie distale s'étend, par contre, sous la cuticule et les quelques cellules épidermiques qui à ce niveau ont une forme très aplatie. De ces cellules émanent quelques petites microvillosités qui pénètrent superficiellement dans la lentille (Pl. IV, fig. e). Il faut également noter la présence d'une rangée de fibres qui bordent la partie proximale de la lentille. Ces dernières sont très visibles après utilisation de la technique de SELIGMAN modifiée par THIERY (TCH : 24 heures) (Pl. IV, fig. e). Un contact très réduit, réalisé grâce à des fibres disposées entre la partie distale de la lentille et la cuticule, a été observé (Pl. IV, fig. d).

3 - Conclusions

L'étude de l'organe photorécepteur de deux sous-familles de *Syllidae* (*Syllinae* et *Autolytinae*) montre que dans les deux cas il s'agit d'un oeil simple à vision directe mais l'oeil d'*A. pictus* se différencie surtout de celui de *S. amica* par la présence dans la cavité oculaire d'un volumineux corps dense.

La morphologie de la cellule sensorielle d'*A. pictus* est comparable à celle observée chez *S. amica* (Fig. 3). Cependant, la cellule

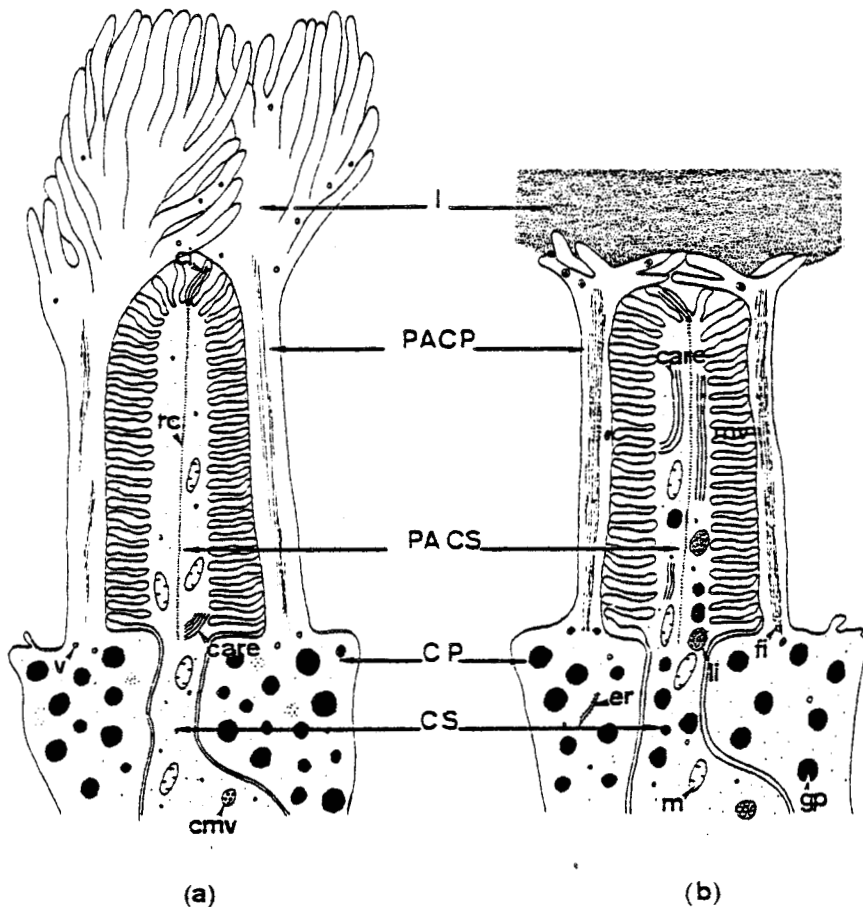


Figure 3 - Comparaison entre les prolongements apicaux des cellules rétiniennes des yeux de *S. amica* (a) et d'*A. pictus* (b).

care : canalicule de réticulum endoplasmique ; ci : cil rudimentaire ; cmv : corps multivésiculaire ; CP : cellule de soutien ; CS : cellule sensorielle ; er : ergastoplasme ; fi : filaments ; gp : granule pigmentaire ; l : lentille ; li : gouttelette lipidique ; m : mitochondrie ; mv : microvillosité ; PACP : prolongement apical de la cellule de soutien ; PACS : prolongement apical de la cellule sensorielle ; rc : racine ciliaire ; v : vésicule.

photoréceptrice d'*A. pictus* renferme des granules pigmentaires localisés non seulement au niveau du corps cellulaire mais aussi dans le prolongement apical ; de tels granules sont absents chez *S. amica*.

Il est intéressant de noter la très grande similitude dans la morphologie du prolongement photosensible chez *S. amica* et *A. pictus*. Celui-ci, bien que de nature rhabdomérique, renferme une formation ciliaire.

C - Etude de l'oeil d'*Odontosyllis ctenostoma* (*Eusyllinae*)

A l'encontre des deux espèces étudiées précédemment, qui lors de la sexualisation différencient un stolon, *O. ctenostoma* se reproduit directement par épitoquie. La reproduction s'accompagne, comme chez les *Nereidae*, de transformations somatiques et en particulier d'un accroissement du volume des organes visuels (Pl. VI, figs a et b) : les yeux atteignent leur développement maximum au moment de la maturité sexuelle (MALAQUIN, 1893). L'étude infrastructurale des yeux hypertrophiés a fait l'objet d'une note antérieure (BOCQUET, 1977).

1 - Structure de l'oeil

a - Description générale

La disposition respective des cellules sensorielles et des cellules de soutien s'avère identique à celle rencontrée dans l'oeil des autres Syllidiens. La cavité oculaire délimitée par la couche pigmentaire renferme les prolongements apicaux des cellules sensorielles et des cellules de soutien ainsi qu'un corps réfringent. Ce dernier, à l'encontre de celui observé chez les *Autolytinae*, est inclus en totalité dans la cavité oculaire (Pl. VI, fig. e) ; son volume reste inchangé lors de l'hypertrophie de l'oeil (Pl. VI, figs c et d).

b - Structure fine des divers types cellulaires

* Les cellules de soutien

Comme chez les autres Syllidiens, le corps cellulaire renferme de nombreux granules pigmentaires ; généralement situés dans la région apicale, ces derniers sont entourés d'une membrane mais un espace libre, très probablement dû à un artéfact de fixation, s'observe souvent entre elle et la masse de pigment.

Le corps cellulaire se poursuit dans la cavité oculaire par un prolongement apical (Pl. VII, fig. b) dont la morphologie, chez l'individu en reproduction, s'identifie à celle du prolongement de l'oeil du stolon de *S. amica*. Deux parties peuvent en effet être distinguées : la première

assez mince, s'élève du corps cellulaire et s'insinue entre les prolongements apicaux des cellules sensorielles voisines. Elle renferme des filaments qui se regroupent en un faisceau longitudinal. La seconde, évasée dans sa région basale, lieu de contact avec la première partie, se dirige vers la cuticule parmi les prolongements apicaux des cellules de soutien adjacentes. Elle contient de nombreux canalicules enchevêtrés. Chez l'individu jeune la partie distale du prolongement est moins développée, mais dans tous les cas, elle entre en contact avec la zone interne de la cuticule qui à ce niveau s'épaissit et s'invagine vers la cavité oculaire (Pl. VI, figs e et f et Pl. VII, fig. a).

* Les cellules sensorielles

La morphologie des cellules sensorielles est comparable à celle décrite chez *Syllis* et *Autolytus*.

Le corps cellulaire renferme le noyau et les organites cytoplasmiques classiques. Comme chez *Autolytus*, on remarque, dans la partie apicale, la présence de granules pigmentaires. Ces granules se réunissent parfois ; leur cohésion est assurée par une substance un peu moins dense aux électrons que le pigment proprement dit (Pl. VII, fig. i). Des mitochondries d'aspect complexe semblent résulter de la coalescence de plusieurs d'entre elles (Pl. VII, fig. e). Certaines présentent dans leur région médiane de nombreuses crêtes longitudinales très serrées. D'autres s'allongent et atteignent une longueur supérieure à 4 μ m.

Ces organites cellulaires se retrouvent au niveau du col. Comme chez les autres Syllidiens, dans la région haute de ce dernier peut être décelée l'extrémité d'une racine ciliaire. Cette dernière traverse le prolongement apical au-delà duquel elle se termine par un cil rudimentaire (Pl. VII, fig. d). La partie centrale du prolongement renferme des canalicules de réticulum endoplasmique, des mitochondries de structure parfois complexe (Pl. VII, fig. c) et quelques granules pigmentaires. Les canalicules regroupés en pile se rencontrent essentiellement dans la région inférieure du prolongement ou au niveau du col ; ils sont situés au voisinage des mitochondries qu'ils enserrant fréquemment (Pl. VII, fig. g). Chaque pile comprend un nombre de canalicules variant de quelques-uns à vingt-cinq (Pl. VII, figs f et g). Leurs extrémités se dilatent souvent (Pl. VII, fig. h) formant parfois un réseau à maille lâche, mal structuré. Ils s'enroulent parfois

sur eux-mêmes et donnent naissance à des structures d'allure myélinique. Au sein d'un tel enroulement il nous a été permis de discerner un réseau identique à celui des formations "paracristallines" décrites dans l'oeil de *S. amica* (Pl. VII, fig. g).

2 - Conclusions

L'oeil d'*Odontosyllis ctenostoma*, comme celui des autres *Syllidae* étudiés antérieurement, est un oeil simple à vision directe. Chez cette espèce il est cependant difficile de savoir quelle structure doit être qualifiée de lentille. En effet, chez les *Syllinae* les prolongements apicaux des cellules de soutien ont reçu cette dénomination tandis que chez les *Autolytinae* la lentille est représentée par un volumineux corps sécrété. Or chez *Odontosyllis* ces deux éléments sont présents. Il est ainsi difficilement concevable de qualifier de lentille l'ensemble des deux structures, chacune d'elles l'ayant pourtant été respectivement chez les deux espèces étudiées précédemment. Pour donner la même dénomination à toute structure identique dans l'oeil des *Syllidae* nous avons convenu d'appeler lentille toute formation d'origine sécrétoire, située dans la cavité oculaire. Dans ces conditions, il apparaît que le développement de la lentille présente une gradation chez les trois espèces de Syllidiens étudiées. Absente de l'oeil de *S. amica*, elle est peu importante dans l'oeil d'*O. ctenostoma* et très développée dans l'oeil d'*A. pictus* (Fig. 4).

L'hypertrophie oculaire observée chez les *Odontosyllis* en sexualisation est à rapprocher des phénomènes décrits par PFLUGFELDER (1932) et FISCHER et BRÖKELMANN (1966) chez les Néréidiens. Cependant si chez ces derniers elle est due à un accroissement du volume cellulaire des cellules rétiniennes, chez *Odontosyllis* il y a également augmentation du nombre des cellules. Le volume de la lentille sécrétée reste par contre inchangé.

D - Etude de l'oeil de souche de quelques autres espèces de *Syllidae* appartenant aux trois sous-familles envisagées précédemment

De l'étude de l'oeil de souche de *S. amica*, *A. pictus* et *O. ctenostoma*, il ressort que chez les *Syllidae* la structure de l'organe photorécepteur diffère selon l'espèce envisagée. Comme chacune d'elles appartient à une sous-famille différente il se pourrait que la structure de l'oeil soit caractéristique d'une sous-famille donnée. Afin de vérifier ou non cette hypothèse nous avons étudié l'oeil de quelques autres espèces de *Syllidae*.

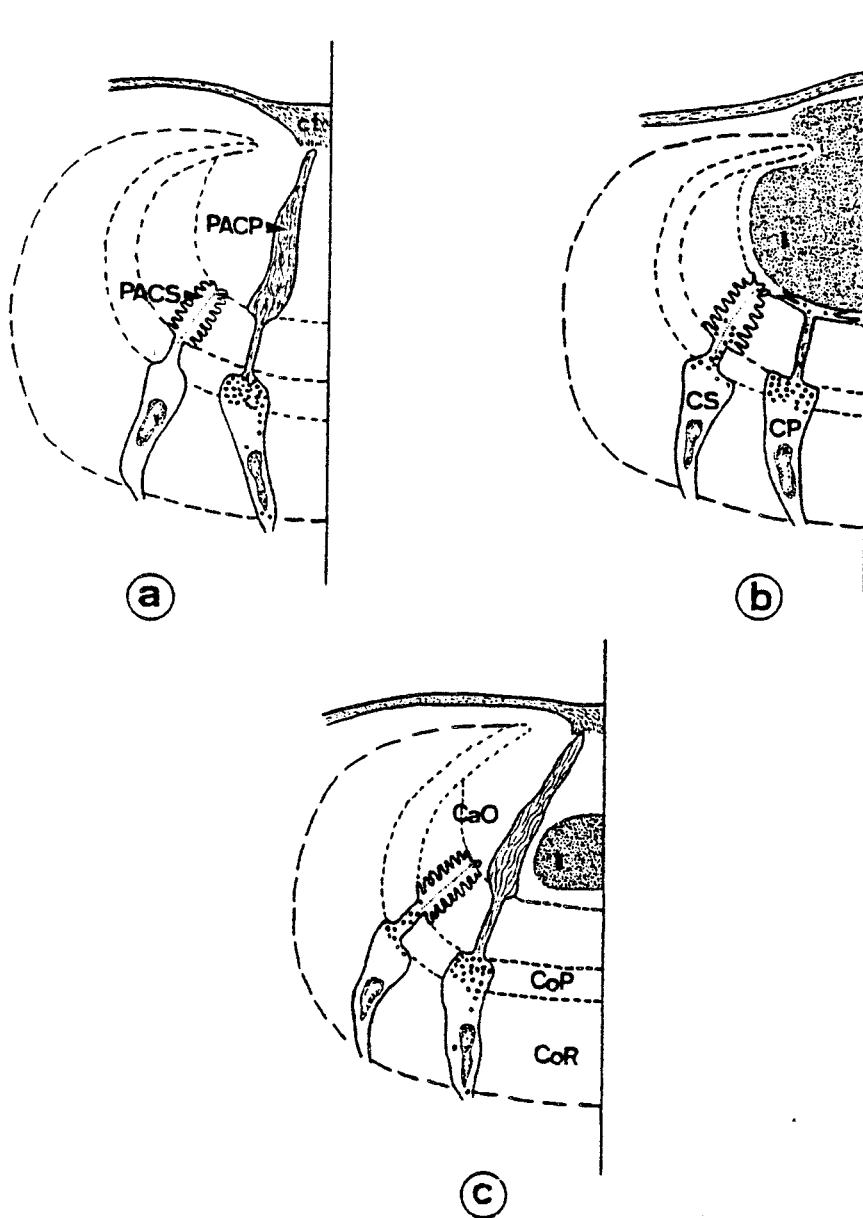


Figure 4 - Représentation schématique des yeux de Syllidae.

a : Oeil de stolon de *S. amica* (S/F : Syllinae).

b : Oeil d'*A. pictus* (S/F : Autolytinae).

c : Oeil d'*O. ctenostoma* (S/F : Eusyllinae).

CP : cellule de soutien ; CS : cellule sensorielle ; ct : cuticule ; CaO : cavité oculaire ; CoP : couche pigmentaire ; CoR : couche rétinienne ; l : lentille ; PACP : prolongement apical de la cellule de soutien ; PACS : prolongement apical de la cellule sensorielle.

1 - Etude de l'oeil de souche d'espèces appartenant à la sous-famille des Syllinae (*S. spongicola*, *S. vittata*, *S. krohnii* et *S. variegata*)

Comme chez les autres Syllidiens étudiés jusqu'à présent, l'oeil est formé par la juxtaposition des cellules sensorielles et des cellules de soutien ; leurs prolongements apicaux se situent dans la cavité oculaire où l'on rencontre également chez *S. krohnii* et *S. variegata* un corps dense sécrété (Pl. IX, figs a et d). Alors que chez *S. variegata*, ce dernier, sans contour défini, s'insinue entre les prolongements apicaux des cellules de soutien (Pl. IX, figs. e), chez *S. krohnii*, il est formé comme chez *A. pictus* de deux parties (Pl. IX, fig. a) : une proximale logée dans la cavité oculaire et une distale qui s'étend sous les cellules épidermiques. Les cellules adjacentes à cette seconde partie renferment de nombreuses vésicules au contenu plus ou moins dense aux électrons (Pl. IX, fig. c) ; elles émettent également de nombreuses petites microvillosités qui pénètrent dans la lentille (Pl. IX, fig. c). Comme cette dernière occupe un important volume de la cavité oculaire, les prolongements apicaux des cellules de soutien sont peu développés (Pl. IX, fig. b). Par contre, ceux de *S. spongicola* et *S. vittata* sont plus étendus (Pl. VIII, fig. d) ; ils donnent naissance à une lentille de "type cellulaire" (Pl. VIII, fig. a) et entrent en contact avec la cuticule (Pl. VIII, fig. e). Il faut également signaler chez les individus âgés de *S. vittata*, aux yeux bien développés, la présence dans les prolongements apicaux des cellules de soutien de vastes corps multivésiculaires et de gouttelettes lipidiques (Pl. VIII, fig. b). Ces organites cytoplasmiques s'observent aussi au niveau de la couche pigmentaire (Pl. VIII, fig. c)

Chez toutes les espèces de *Syllinae* étudiées, la cellule sensorielle est dépourvue de granules pigmentaires ; son prolongement apical muni de nombreuses microvillosités latérales et apicales renferme toujours une formation ciliaire représentée par un cil rudimentaire, un centriole et une racine ciliaire (Pl. VIII, fig. d et Pl. IX, fig. b). Les canalicules de réticulum endoplasmique situés dans la partie centrale du prolongement sont toujours présents mais jamais très développés.

2 - Etude de l'oeil de souche d'espèces appartenant à la sous-famille des Autolutinae (*A. edwardsi*, *A. aurantiacus* et *M. pinnigera*)

Comme chez *A. pictus*, l'oeil de ces trois espèces possède une lentille résultant d'un produit de sécrétion. Très développée, elle comporte deux parties : une distale et une proximale séparées par une constric-

tion (Pl. X, fig. a). La partie proximale repose sur les prolongements apicaux des cellules rétiniennees tandis que la partie distale est reliée à la cuticule par un fin faisceau de fibres (Pl. X, fig. c). Le prolongement apical de la cellule de soutien chemine entre ceux des cellules sensorielles puis entre en contact avec la lentille ; des filaments réunis en faisceau orienté dans le sens longitudinal s'y observent souvent (Pl. X, fig. b). Comme chez *A. pictus*, le prolongement apical de la cellule sensorielle aux nombreuses microvillosités latérales (Pl. X, fig. d), renferme des canalicules de réticulum endoplasmique, des granules pigmentaires plus ou moins groupés selon les espèces (Pl. X, fig. g), et une formation ciliaire représentée par un cil rudimentaire situé à l'apex du prolongement, un centriole et une racine ciliaire (Pl. X, fig. e). Chez *A. aurantiacus*, le cil rudimentaire n'a, jusqu'à présent, pas été mis en évidence. Par contre, il est fréquent d'observer de nombreuses gouttelettes lipidiques dans le prolongement apical ou dans le corps cellulaire (Pl. X, fig. f) de la cellule sensorielle.

3 - Etude de l'oeil d'une espèce appartenant à la sous-famille des Eusyllinae (*Pterosyllis formosa*)

Chez cette espèce, lorsque l'individu est entré en sexualisation, les yeux antérieurs et postérieurs sont volumineux et coalescents (Pl. XI, fig. a). L'important développement de la lentille, vaste corps dense situé uniquement dans la cavité oculaire (Pl. XI, fig. b) entraîne inévitablement une réduction du volume des prolongements apicaux des cellules de soutien (Pl. XI, fig. d) ; leur morphologie s'apparente plutôt à celle observée chez les *Autolytinae*. Toutefois, chez *Pterosyllis*, en plus des filaments regroupés en un faisceau, s'observent des tubules (Pl. XI, fig. d) d'un diamètre voisin de 270 Å ; souvent enroulés sur eux-mêmes ; ils se localisent surtout dans la région distale du prolongement, au voisinage de la lentille. Certains d'entre eux contigus à cette dernière semblent contenir une substance de densité analogue (Pl. XI, fig. e). Le prolongement apical de la cellule sensorielle, garni latéralement de microvillosités, renferme des granules pigmentaires, des canalicules de réticulum endoplasmique et une formation ciliaire.

Par son développement et sa situation dans la cavité oculaire, la lentille de *Pterosyllis* semble plus apte à entrer en relation avec la cuticule que celle d'*Odontosyllis*. Pourtant ceci ne se

+ : présent ; - : absent ; N.O. : non observé.

	SYLLINAE					AUTOLYTINAE				EUSYLLINAE	
	<i>Syllis amica</i>	<i>Syllis spongicola</i>	<i>Syllis vittata</i>	<i>Syllis krohnii</i>	<i>Syllis variegata</i>	<i>Autolytus pictus</i>	<i>Autolytus edwardsi</i>	<i>Autolytus aurantiacus</i>	<i>Myrianida pinnigera</i>	<i>Odontosyllis ctenostoma</i>	<i>Pterosyllis formosa</i>
<u>Cavité oculaire</u>											
. Prolongements apicaux des cellules sensorielles	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
. Prolongements apicaux des cellules de soutien	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
. Corps dense sécrété	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<u>Lentille</u>											
. non sécrétée (type cellulaire)	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
. sécrétée { incluse en totalité dans la cavité oculaire importante : partie proximale et partie distale	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	+
	-	-	-	+	-	+	+	+	+	-	-
<u>Cellule sensorielle</u>											
. Microvillosités rhabdomériques	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
. Formation ciliaire { cil rudimentaire centriole racine ciliaire	+	+	+	+	+	+	+	N.O.	+	+	+
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	+	+	+	+	N.O.	+	+	+	+	+	N.O.
. Granules pigmentaires	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+
. Formation "paracristalline"	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
. Canalicules de réticulum endoplasmique	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
. Gouttelettes lipidiques	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-	- à +
<u>Cellule de soutien</u>											
. Granules pigmentaires	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
. Gouttelettes lipidiques	-	+	+	- à +	-	- à +	-	-	- à +	-	- à +
. Prolongement apical { une partie mince une partie avec extrémité dichotomisée deux parties : une mince et une épaisse	-	-	-	+	-	+	+	+	+	-	-
	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+
. Les prolongements apicaux entrent en relation avec les fibres de la cuticule	+	+	+	-	+	-	-	-	-	+	+



réalise pas ; à ce niveau, la lentille est encore entourée par les extrémités distales des prolongements apicaux des cellules de soutien. Ce sont donc ces derniers qui entrent en relation avec la zone interne de la cuticule fortement invaginée à cet endroit (Pl. XI, fig. c). Par ailleurs, on remarque dans cette zone la présence de nombreux corps multivésiculaires (Pl. XI, fig. c).

4 - Conclusions

Chez les *Syllinae*, la lentille sécrétée est plus ou moins développée selon les espèces envisagées (Tableau II). Absente chez *S. amica*, *S. spongicola* et *S. vittata*, elle est peu importante chez *S. variegata* et très développée chez *S. krohnii*. Cette variabilité dans le développement de la lentille ne se retrouve pas chez les *Autolytinae* (Tableau II). Toutes les espèces de cette sous-famille qui ont été étudiées en possède une volumineuse formée de deux parties ; la partie distale s'étendant hors de la cavité oculaire. Chez les *Eusyllinae* on observe également une lentille de type sécrété (Tableau II) mais cette dernière est toujours incluse dans la cavité oculaire.

E - Discussion

1 - Constitution de l'oeil

Chez les Annélides Polychètes, au niveau du prostomium, se rencontrent différents types d'organes photorécepteurs (Tableau III). Peu développés et à vision indirecte chez les Polychètes sédentaires, ils sont à vision directe et constitués par la juxtaposition de nombreuses cellules sensorielles et de soutien avec parfois la présence d'une cellule sécrétrice chez les Polychètes errantes sans toutefois être composés de plusieurs unités visuelles comme les yeux des filaments branchiaux des *Sabel-lidae* (KERNEIS, 1975).

L'étude réalisée sur l'oeil de souche des *Syllidae* nous a permis d'entrevoir les relations qui existent entre les différentes parties de cet organe. L'oeil, toujours à vision directe, est constitué par la juxtaposition de deux types cellulaires : les cellules de soutien pigmentaires et les cellules sensorielles, photoréceptrices, qui parfois renferment aussi des granules de pigment. Ceux-ci, essentiellement localisés à l'apex du corps cellulaire des cellules rétiniennes, forment la couche pigmentaire. La partie sous-jacente avec son noyau constitue la couche rétinienne qui s'étend

par l'intermédiaire des prolongements basaux jusqu'à la région nerveuse. La cellule sensorielle traverse la couche pigmentaire et se termine dans la cavité oculaire par un prolongement photorécepteur muni de nombreuses microvillosités rhabdomériques. Ces prolongements apicaux sont toujours situés entre la couche pigmentaire et la lentille que celle-ci soit représentée par un corps dense ou constituée par l'enchevêtrement des extrémités distales des cellules de soutien. L'oeil de souche des *Syllidae* est toujours un oeil simple.

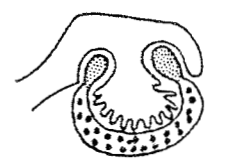
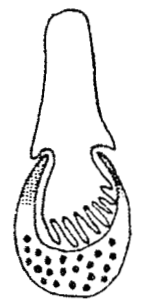

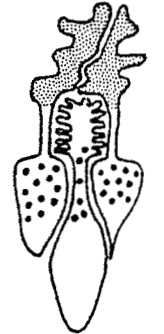
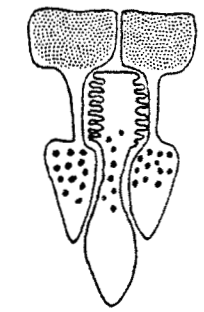
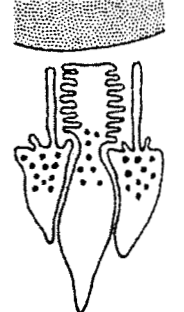
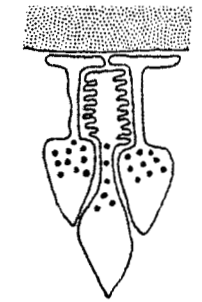
Selon le degré de développement de la lentille sécrétée, il est possible de distinguer trois sortes d'organes photorécepteurs chez les *Syllidae* ; chacune d'elles étant plus ou moins caractéristique d'une sous-famille.

La première forme se rencontre chez un grand nombre de *Syllinae*, l'oeil est dépourvu de lentille sécrétée ; seuls les prolongements apicaux des cellules de soutien constituent une lentille de "type cellulaire". Cette configuration est comparable à celle observée chez les *Nereidae* (Tableau III). Cependant chez les *Syllinae*, les prolongements apicaux ne renferment pas de vésicules au contenu finement granulaire comme cela a été décrit chez *N. vexillosa* (EAKIN et WESTFALL, 1964), ni de petits filaments comme chez *N. virens* (DORSETT et HYDE, 1968). Seuls quelques microtubules et quelques rares vésicules pénètrent parfois dans les différentes digitations du prolongement.

La seconde forme décrite chez tous les *Autolytinae* étudiés jusqu'à présent et chez un *Syllinae* (*S. krohnii*) met en évidence une volumineuse lentille sécrétée. Ceci entraîne inévitablement une réduction des prolongements apicaux des cellules de soutien qui forment de ce fait une sorte de manchon entre la lentille et l'extrémité distale des prolongements des cellules sensorielles. Cet oeil s'apparente assez bien à celui décrit chez les *Phyllodocidae* (Tableau III). Toutefois, chez ces derniers, il existe une cellule lenticulaire qui secrète les vésicules qui constituent la lentille. Une telle cellule n'a pas été signalée chez les *Autolytinae* ; d'autre part, chez ces derniers, la lentille apparaît comme un corps dense et homogène.

La troisième forme s'observe chez les *Eusyllinae* et un *Syllinae* (*S. variegata*). La lentille sécrétée coexiste avec les prolongements apicaux des cellules de soutien bien développés. Cette forme intermédiaire ne s'observe que chez les Syllidiens.

Tableau III - Tableau récapitulatif de la structure des organes photorécepteurs chez les Annélides Polychètes. Les données sont reprises des travaux de HERMANS et CLONEY, 1966 (1) ; ERMAK et EAKIN, 1976 (2) ; SPIES, 1975 (3) ; ZAHID et GOLDING, 1974 (4) ; DORSETT et HYDE, 1968 (5) ; EAKIN et WESTFALL, 1964 (6) ; FISCHER et BRÖKELMANN, 1966 (7) ; SINGLA, 1975 (8) ; HERMANS et EAKIN, 1974 (9) ; WHITTLE et GOLDING, 1974 (10).
 Dans ce tableau nous n'avons pas envisagé les photorécepteurs des Archiannélides (EAKIN, MARTIN et REED, 1977).
 + : présent ; - : absent ; N.M. : non mentionné par l'auteur.

	POLYCHETES SEDENTAIRES						POLYCHETES ERRANTES			
	OPHELIIDAE <i>Armandia brevis</i> (1)	SABELLIDAE <i>Chone ecaudata</i> (2)	FLABELLIGERIDAE <i>Flabelliderma</i> <i>Flabelligera</i> (3)	NEPHTHYDIDAE <i>Nephtys</i> (4)	NEREIDAE <i>Nereis virens</i> (5)	NEREIDAE <i>Nereis vexillosa</i> (6)	<i>Platynereis dumerilii</i> (7)	APHRODITIDAE <i>Arctonoë vittata</i> (8)	ALCIOPIDAE <i>Vanadis tagensis</i> (9)	PHYLLODOCIDAE <i>Eulalia viridis</i> (10)
Oeil à vision directe ou à vision indirecte	vision indirecte	vision indirecte	vision indirecte	non classé par l'auteur se rapprocherait de la vision directe	vision directe	vision directe	Vision directe	Vision directe	Vision directe	Vision directe
<u>Lentille</u>	Diaphragme qui renferme des vésicules	Diaphragme	La partie médiane des cellules sensorielles forme une sorte de corps lenticulaire	Prolongements des cellules de soutien contenant des vésicules (0,1 à 0,2 µm)	Prolongements des cellules de soutien contenant des granules ou des filaments (50 nm)	Prolongements des cellules de soutien contenant des vésicules ou de courts tubules (50 nm)	Prolongements des cellules de soutien contenant des granules (0,1 à 0,2 µm)	Prolongements des cellules de soutien remplis de membranes disposées de façon paracrystalline	Vésicules qui perdent leur intégrité dans la région centrale	Vésicules (0,5 à 1 µm) produites par une cellule lenticulaire
<u>Cellule sensorielle</u>										
Microvillosités rhabdomériques	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Formation ciliaire { cil rudimentaire centriole racine ciliaire	-	-	N.M.	-	-	-	+	-	-	-
	-	-	N.M.	-	+	+	+	+	+	+
	-	-	N.M.	-	+	+	+	+	+	+
Granules pigmentaires	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
Formation "paracrystalline"	-	-	N.M.	-	+	-	-	+	-	-
Canalicules de réticulum endoplasmique ("submicrovillar cisternae")	+	+	N.M.	+	+	+	+	N.M.	+	+
<u>Cellule de soutien</u>										
Granules pigmentaires	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<u>Schéma</u>										
	1 cellule sensorielle 1 cellule de soutien	1 cellule sensorielle 1 cellule de soutien	Plusieurs cellules sensorielles Plusieurs cellules de soutien	2 cellules sensorielles 2 cellules de soutien		Nombreuses cellules sensorielles Nombreuses cellules de soutien	nb cellules sensorielles nb cellules de soutien	nb cellules sensorielles nb cellules de soutien 1 cellule sécrétrice	nb cellules sensorielles nb cellules de soutien 1 cellule lenticulaire	

2 - La cellule sensorielle

a - Les granules pigmentaires

Chez les Annélides Polychètes, la cellule sensorielle renferme assez souvent des granules pigmentaires (Tableau III). Aucune règle générale ne peut être retenue quant à l'absence ou à la présence de tels granules au sein de cette cellule. On remarquera cependant l'absence de granules chez les Polychètes sédentaires (HERMANS et CLONEY, 1966 et ERMAK et EAKIN, 1976) et chez *Nephtys* (ZAHID et GOLDING, 1974), c'est-à-dire chez des espèces qui possèdent des yeux peu développés. Celles dont l'oeil est plus complexe renferment généralement des granules pigmentaires dans leurs cellules sensorielles. Il existe toutefois des exceptions. En effet, chez les *Nereidae*, la cellule photoréceptrice de *N. virens* en est dépourvue tandis que celles de *Platynereis dumerilii* et *N. vexillosa* en contiennent.

Chez les *Syllidae* on retrouve la même variabilité dans la présence de ces granules pigmentaires avec toutefois une certaine stabilité pour une même sous-famille (Tableau II) ; toujours absents chez les *Syllinae*, ils sont toujours présents chez les *Autolytinae* et les *Eusyllinae*. Ainsi par analogie avec ce qui a été observé chez les autres Polychètes, il est tentant de rapprocher l'absence de granules pigmentaires au fait que l'oeil des *Syllinae* est généralement moins perfectionné que celui des deux autres sous-familles. Cependant chez *S. krohnii*, la cellule sensorielle est dépourvue de granules pigmentaires alors que l'oeil possède une lentille comparable à celle des *Autolytinae*.

Chez les *Autolytinae* et les *Eusyllinae* il est difficile de savoir si la nature du pigment de la cellule sensorielle diffère de celle du pigment de la cellule de soutien, comme cela a été signalé par FISCHER (1963) et EAKIN et WESTFALL (*in* EAKIN, 1972), respectivement chez *Platynereis dumerilii* et *N. vexillosa*. L'observation en microscopie optique des yeux d'*A. pictus*, *O. ctenostoma* et *P. formosa* ne met en évidence que des granules de pigment rouge-orangé alors que chez *Pl. dumerilii* on peut observer une différence de teinte entre ceux des cellules de soutien qui sont bleu foncé et ceux des cellules sensorielles qui sont oranges. Chez les *Autolytinae* et les *Eusyllinae* il semblerait donc que le pigment contenu dans les deux types de cellules (cellules sensorielle et de soutien) soit de même nature ; toutefois, des différences s'observent au niveau infrastructural. Les granules de la cellule sensorielle se regroupent assez souvent dans une substance un peu moins dense aux électrons que le pigment proprement dit, et chez *A. pictus* des sous-unités membranaires ont souvent été signalées dans la région périphérique du granule.

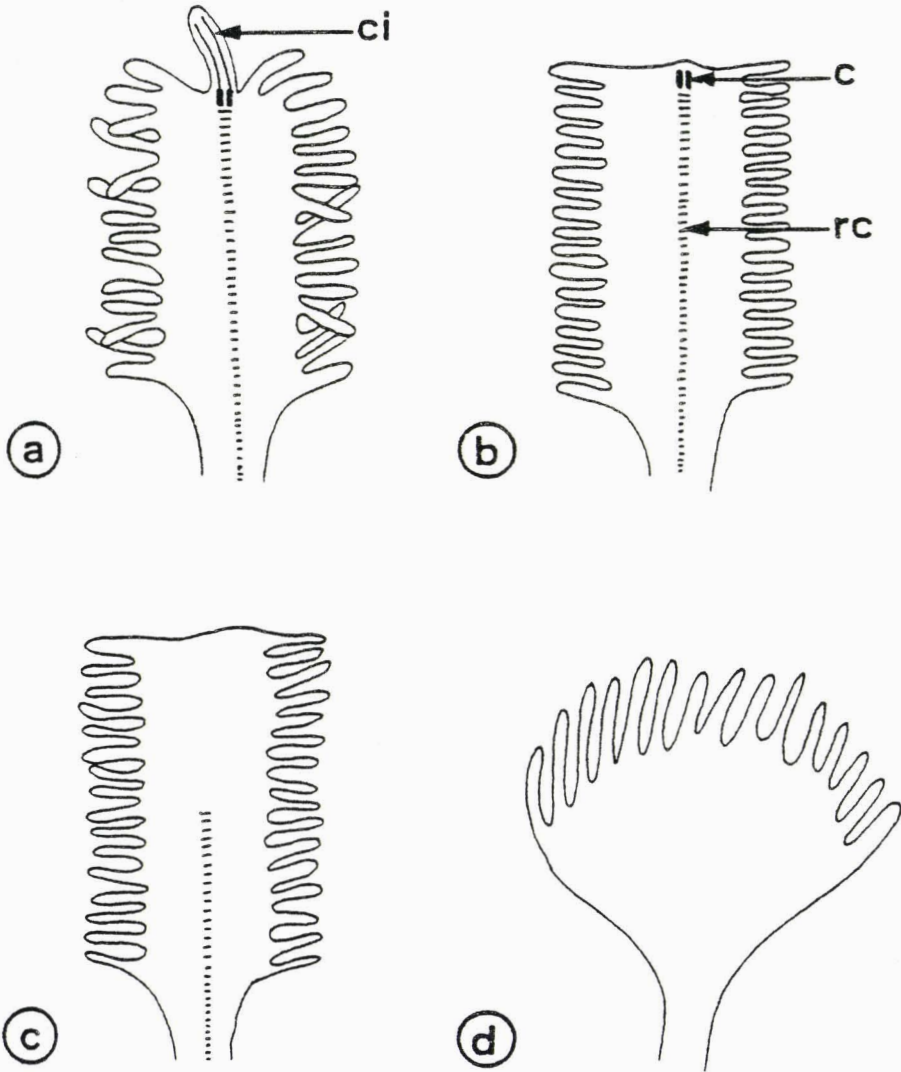


Figure 5 - Formation ciliaire plus ou moins développée observée dans les prolongements photorécepteurs rhabdomériques des Annelides Polychètes (modifié d'après VANFLETEREN et COOMANS, 1976).

- a - Présence d'un cil rudimentaire (ci), d'un centriole (c) et d'une racine ciliaire (rc).
- b - Présence d'un centriole et d'une racine ciliaire.
- c - Présence d'une racine ciliaire.
- d - Absence de formation ciliaire.



b - La formation ciliaire

Chez les Annélides Polychètes, les ocelles tentaculaires (KRASNE et LAWRENCE, 1966 ; KERNEIS, 1968, 1971 et 1975) sont de nature ciliaire, par contre les ocelles prostomiaux appartiennent très souvent au type rhabdomérique (Tableau III).

Ce type de photorécepteur est caractérisé par une ou plusieurs rangées de microvillosités dont la forme et la disposition sont très variables (cf. *in* EAKIN, 1972). Chez les Annélides Polychètes elles sont latérales et apicales, généralement peu régulières et s'enchevêtrent assez souvent avec celles des cellules sensorielles adjacentes (FISCHER et BRÖKELMANN, 1966 ; EAKIN, 1968). Une formation ciliaire plus ou moins développée se rencontre assez fréquemment dans le prolongement photosensible (Fig. 5). Elle est représentée soit par un cil rudimentaire logé à l'apex du prolongement, un centriole et une racine ciliaire (FISCHER et BRÖKELMANN, 1966 ; EAKIN, 1968), soit par un centriole et une racine ciliaire (WHITTLE et GOLDING, 1974 ; HERMANS et EAKIN, 1974) ou soit uniquement par une racine ciliaire (DORSETT et HYDE, 1968 ; SINGLA, 1975) ; celle-ci peut aussi être inexistante (HERMANS et CLONEY, 1966 ; ERMAK et EAKIN, 1976 ; ZAHID et GOLDING, 1974).

Chez les *Syllidae*, le prolongement photorécepteur de nature rhabdomérique émet latéralement de nombreuses microvillosités au parcours plus ou moins sinueux. Comme chez la plupart des Annélides Polychètes, il renferme une formation ciliaire (cil rudimentaire, centriole, racine ciliaire). Le cil rudimentaire est généralement situé à l'apex du prolongement mais chez *S. vittata* il a souvent été trouvé à un niveau inférieur parmi les microvillosités latérales.

Ainsi, par sa morphologie et la présence d'une formation ciliaire bien développée, le prolongement apical des *Syllidae* s'apparente étroitement à celui des *Nereidae*.

c - Les canalicules de réticulum endoplasmique

Chez les *Syllidae* il existe dans le prolongement apical photorécepteur une forme de réticulum endoplasmique qui est disposé de façon particulière. Ces structures sont à rapprocher des cisternes sous-microvil-laires décrites pour la première fois par ZAHID et GOLDING (1974) chez le genre *Nephtys*. Presque simultanément WHITTLE et GOLDING (1974) remarquent que ces éléments ont été mentionnés chez presque tous les Polychètes étudiés.

Il s'avère que ces canalicules de réticulum endoplasmique se rencontrent chez tous les Syllidiens mais leur développement et

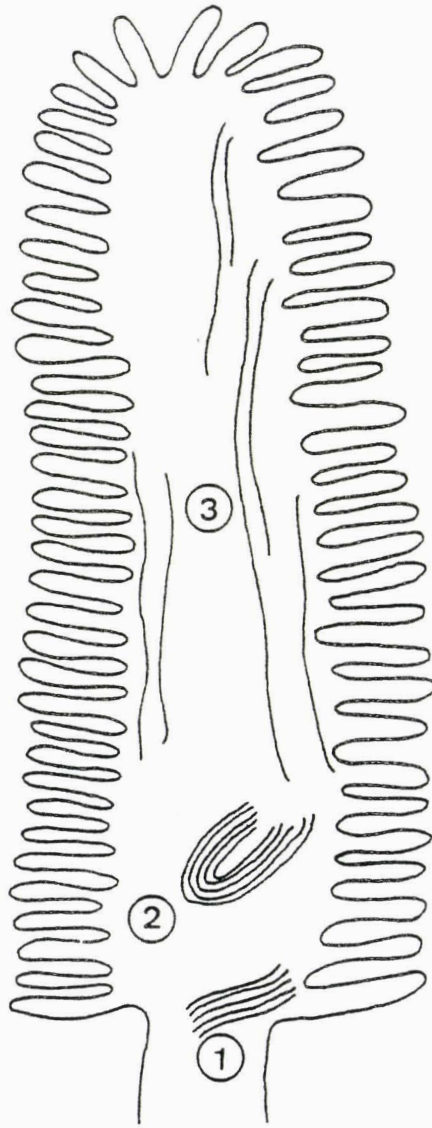


Figure 6 - Représentation schématique de la disposition des canalicules de réticulum endoplasmique dans le prolongement photorécepteur des :

- 1 - *Syllinae*
- 2 - *Eusyllinae*
- 3 - *Autolytinae*



leur disposition sont variables (Fig. 6). Chez les *Syllinae*, ils sont peu importants et parfois empilés les uns sur les autres, chaque empilement ne comptant guère plus d'une dizaine de canalicules. Ils se situent généralement dans la région basale du prolongement et pénètrent même dans le col de la cellule. A cet endroit et aussi à des niveaux plus profonds, ils s'étendent souvent contre la membrane cellulaire. Dans ce cas ils s'apparentent plutôt aux "sub-surface cisternae" (WHITTLE, 1976). Chez les *Autolytinae*, ces canalicules sont beaucoup plus développés ; ils se rencontrent dans tout le prolongement où ils sont orientés dans le sens longitudinal. Cette disposition rappelle fortement celle décrite chez *Eulalia viridis* par WHITTLE et GOLDING (1974). Chez *O. ctenostoma*, les canalicules se situent souvent dans la partie inférieure du prolongement ; ils sont empilés les uns sur les autres et font penser aux corps myéloïdes décrits dans l'épithélium pigmentaire de la rétine de Vertébrés (NGUYEN H. AHN, 1971). Comme ces derniers ils se trouvent fréquemment au voisinage des mitochondries qu'ils enlacent plus ou moins fortement. Les canalicules s'enroulent parfois sur eux-même comme certains saccules des corps myéloïdes (NGUYEN-LEGROS, 1975). Par ailleurs, chez *O. ctenostoma*, un réseau identique à celui des formations "paracristallines" observées dans l'oeil du stolon de *S. amica*, a été distingué au sein d'un tel enroulement. Ceci confirmerait l'hypothèse émise par WHITTLE et GOLDING (1974) quant à l'identité de structure des cisternes sous-microvillaires et des formations "paracristallines".

II - ETUDE INFRASTRUCTURALE DES ORGANES PHOTORECEPTEURS DES LARVES DE SYLLIS AMICA

L'embryologie et le développement des Polychètes ont retenu l'attention de nombreux auteurs (cf. introduction in HOLBOROW, LAVERACK et BARBER, 1969). Plus récemment, l'étude du développement larvaire a été réalisée par CAZAUX (1975) chez les *Phyllodocidae* et par BLAKE (1975 a et b) et BLAKE et WOODWICK (1975) chez les *Cirratulidae*, les *Onuphidae* et les *Spionidae* ; ECKELBARGER et CHIA (1976) ont entrepris une étude au microscope électronique à balayage.

Chez les *Syllidae*, MALAQUIN (1893) a étudié le développement complet d'*Autolytus edwardsi* Saint-Joseph et d'*Eusyllis monilicornis* Malmgren, mais il s'est surtout préoccupé de la morphologie générale et de la formation du tube digestif. HERPIN (1926) a par contre décrit les différentes phases du développement de *Syllis amica* et d'*Odontosyllis ctenostoma*.

Il n'existe donc que peu de données sur les organes photorécepteurs larvaires des Polychètes et en particulier sur leur infrastructure. Les seules études entreprises au niveau ultrastructural sont celles d'EAKIN et WESTFALL (1964) et de FISCHER et BRÖKELMANN (1966), réalisées respectivement chez *Neanthes succinea* et *Platynereis dumerilii*.

A - Obtention des larves et développement

Des stolons mâles résultant de stolonisations expérimentales et des stolons femelles provenant de stolonisations naturelles (au cours des stolonisations expérimentales il est rare d'obtenir des stolons femelles) sont placés dans un cristalliseur. Après une danse nuptiale les produits génitaux sont libérés et les ovocytes sont fécondés. Les oeufs puis les larves maintenus à la température du laboratoire (19°C) sont changés régulièrement d'eau (une fois par jour ou une fois tous les deux jours) pour éviter le développement de Protozoaires.

Les différentes étapes de l'évolution larvaire, décrites par HERPIN (1926) ont été retrouvées. L'oeuf donne naissance à une larve protochophorienne (Pl. XII, fig. a) qui devient rapidement piriforme et possède une paire de gros yeux rouges en forme de cupule (Pl. XII, fig. b). Elle se transforme en larve achète rampante chez laquelle le pharynx larvaire est déjà développé (Pl. XII, fig. c). Progressivement, les segments sétigères apparaissent (Pl. XII, figs d à f) ; au stade deux segments sétigères, le pygidium, devenu un urite impair, porte une paire d'urites latéraux (Pl. XII, fig. e). Il n'existe toujours qu'une paire d'yeux. La seconde paire est visible chez la larve de 4 segments sétigères (Pl. XII, fig. f). Chez celle de 6 segments sétigères, le pharynx larvaire commence à bourgeonner à son extrémité postérieure ; c'est la fin du stade monopharyngien.

B - Infrastructure de l'oeil larvaire

De la larve non segmentée à celle de 6 métamères, l'oeil est constitué de deux cellules : une cellule de soutien et une cellule sensorielle. La première, concave, renferme dans sa région basale un noyau surmonté par de nombreux granules pigmentaires bien différenciés dont le diamètre moyen est d'environ 0,60 µm. Ces granules se concentrent dans la région de la concavité pour

former une cupule pigmentaire. Les deux extrémités distales de la cellule qui tendent à se réunir en sont dépourvues. La cellule sensorielle est composée de deux parties : le prolongement apical et le corps cellulaire. Ce dernier qui s'étend à l'extérieur de la cupule pigmentaire contre l'un des bords latéraux de la cellule de soutien, renferme des mitochondries et des corps multivésiculaires. Il se poursuit par un prolongement photosensible où deux parties peuvent être distinguées : le segment interne et le segment externe. Le premier pénètre dans la cavité de la cellule de soutien par l'étroit passage existant entre les deux extrémités distales de cette cellule ; il se dirige ensuite vers la partie concave. Une formation ciliaire représentée par un centriole se rencontre dans ce segment. Le second est formé par de nombreuses microvillosités alignées parallèlement au bord postérieur de la cavité oculaire, sous un corps finement granulaire moyennement dense aux électrons : la lentille (Pl. XII, fig. g).

C - Conclusions

Comme l'oeil de la larve trocophore des Néréidiens (EAKIN et WESTFALL, 1964), l'oeil larvaire de *S. amica* n'est constitué que de deux cellules : une cellule sensorielle photoréceptrice et une cellule de soutien où la disposition des granules pigmentaires permet la formation d'une cupule. Chez *Syllis* on rencontre également un corps moyennement dense aux électrons qui joue vraisemblablement le rôle de lentille. Il est intéressant de noter qu'une telle structure ne se retrouve plus dans l'oeil adulte.

La disposition respective des deux types de cellules permet un rapprochement avec l'oeil prostomial d'*Armandia brevis* (HERMANS et CLONEY, 1966) et l'ocelle cérébral de *Chone ecaudata* (ERMAK et EAKIN, 1976). En effet, l'organe visuel de ces deux espèces n'est constitué que de deux cellules mais il s'agit d'yeux à vision indirecte, les microvillosités rhabdomériques du prolongement apical de la cellule photoréceptrice faisant face à la cupule pigmentaire. Par contre, si la cellule sensorielle de l'oeil larvaire de *S. amica* se courbe et si le prolongement photosensible se dirige vers la concavité de la cellule de soutien, les microvillosités s'alignent sous la lentille, perpendiculairement à la source lumineuse ; un tel oeil ne peut pas être qualifié d'oeil à vision indirecte.

RESUME

- 1) L'oeil des *Syllidae* est un oeil simple formé de trois parties :
 - la couche rétinienne constituée par les corps cellulaires des cellules sensorielles et des cellules de soutien,
 - la couche pigmentaire où se regroupe la majorité des granules de pigment rouge,
 - la cavité oculaire où se distinguent les prolongements apicaux des cellules rétiniennes et chez certaines espèces un corps dense sécrété : la lentille.

- 2) Selon le degré de développement de la lentille, trois types d'organes photorécepteurs peuvent être distingués. Absente de l'oeil de la majorité des *Syllinae*, elle est soit, peu importante et incluse en totalité dans la cavité oculaire chez les *Eusyllinae*, soit, très développée et formée de deux parties séparées par une constriction chez les *Autolytinae* et *S. krohnii*.

- 3) L'oeil à vision directe est formé par la juxtaposition de deux types cellulaires : les cellules sensorielles et les cellules de soutien.
 - Les cellules de soutien renferment toujours des granules pigmentaires. Selon l'importance de la lentille, les prolongements apicaux sont plus ou moins développés. Chez les *Syllinae* ils forment parfois une lentille de "type cellulaire".
 - Les cellules sensorielles, situées entre les cellules de soutien, contiennent de nombreux corps multivésiculaires et parfois des granules pigmentaires. Bien que de nature rhabdomérique (EAKIN, 1972), le segment photosensible possède une formation ciliaire. Il contient d'autre part des canalicules de réticulum endoplasmique disposés différemment selon la sous-famille étudiée. Ces structures sont à rapprocher des "submicrovillar cisternae" décrites par WHITTLE et GOLDING (1974).

- 4) L'étude de l'oeil de la larve de *S. amica* n'a pas permis de mettre en évidence le mode de différenciation des prolongements apicaux des cellules rétiniennes. L'étude de l'organogenèse de l'oeil de stolon devrait nous permettre de combler cette lacune.

CHAPITRE II

ÉTUDE DE LA STRUCTURE ET DE L'ORGANOGENÈSE DES YEUX DE STOLON

I - ETUDE INFRASTRUCTURALE DES ORGANES PHOTORECEPTEURS DES STOLONS MATURES

Selon HERMANS (1969) la différence de structure observée entre les ocelles cérébraux de certains Polychètes (*Nereidae*, *Opheliidae*) et les ocelles tentaculaires des *Sabellidae* et segmentaires des *Opheliidae* s'explique par le fait que les uns se différencient à partir de l'ectoderme de la prototroche au moment de l'établissement des premiers segments, tandis que les autres sont des spécialisations secondaires qui apparaissent après la métamorphose de la larve.

Comme l'oeil de stolon des *Syllidae* se forme au moment de la stolonisation, durant la mise en place du segment céphalique, il nous a paru intéressant de rechercher si la structure de cet oeil s'identifie à celle des yeux de la souche qui sont issus du développement larvaire.

A - Etude de l'oeil de stolon des *Syllinae*

1 - Oeil de stolon de *Syllis amica*

a - Obtention des stolons

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

b - Structure de l'oeil

La tête du stolon se distingue de celle de la souche par l'absence d'antenne impaire et l'hypertrophie des organes oculaires (Pl. XIII, fig. a et Fig. 7). Très dorsal, l'oeil postérieur se superpose presque entièrement à l'oeil antérieur qui est placé très ventralement. Comme chez la souche ces yeux se situent de part et d'autre du cerveau.

* Description générale

La structure de l'oeil de stolon s'avère identique à celle de l'oeil de souche excepté l'accroissement important du volume oculaire déjà visible macroscopiquement. La couche pigmentaire, dont l'épaisseur reste inchangée, délimite une cavité oculaire beaucoup plus vaste. Cette

dernière renferme toujours les prolongements apicaux des cellules réti-
niennes qui sont cependant beaucoup plus développés que ceux de l'oeil
de souche. Entre eux on note parfois la présence d'espaces remplis d'un
matériel finement granulaire (Pl. XIII, fig. g).

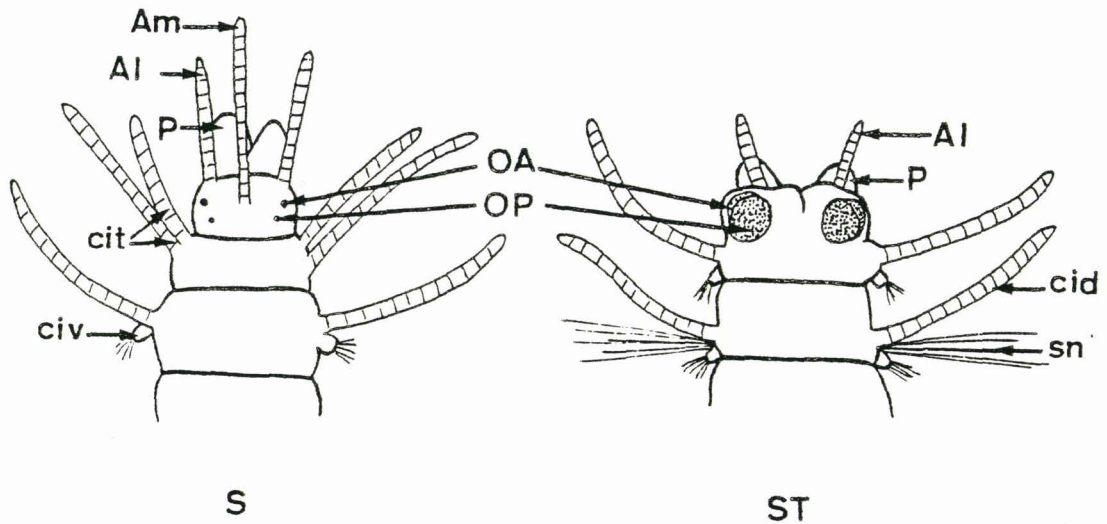


Figure 7 - Comparaison de la morphologie de la tête chez la souche (S)
et chez le stolon (ST). Noter chez ce dernier l'absence
d'antenne médiane et l'augmentation du volume oculaire.

Al : antenne latérale ; Am : antenne médiane ; cid : cirre
parapodial dorsal ; cit : cirre tentaculaire ; civ : cirre
parapodial ventral ; OA : oeil antérieur ; OP : oeil posté-
rieur ; P : palpe ; Sn : soies natatoires.

* Structure fine des divers types cellulaires

o Les cellules de soutien

Elles possèdent les mêmes caractéristiques
que les cellules de soutien observées dans l'oeil de souche ; néanmoins,
la morphologie de leurs prolongements apicaux diffère sensiblement. Chez
le stolon, ils sont formés de deux parties (Pl. XIII, fig. g). La pre-
mière, mince, s'élève de la cupule pigmentaire et chemine entre les mi-

crovillosités des cellules sensorielles ; elle renferme des microtubules orientés longitudinalement, quelques canalicules à paroi lisse, un peu de glycogène et parfois une ou deux mitochondries. La seconde partie, localisée parmi les prolongements apicaux des cellules de soutien adjacentes, est fortement évasée dans sa région basale, lieu de contact avec la première partie, tandis qu'elle différencie quelques digitations vers le sommet. Certains microtubules présents dans la première partie, se poursuivent ici, parmi les nombreux canalicules à paroi lisse (Pl. XIII, fig. f). Les digitations apicales entrent au contact de fibres (Pl. XIII, fig. b) ; celles-ci proviennent de la cuticule qui s'invagine vers la cavité oculaire (Pl. XIII, fig. d).

Au niveau de la cupule pigmentaire, il est assez fréquent d'observer un centriole et un cil rudimentaire. Dans cette zone se rencontrent encore quelques précurseurs des granules pigmentaires. Une description de ces derniers sera donnée ultérieurement.

o. Les cellules sensorielles

Elles offrent le même aspect général que les cellules sensorielles de l'oeil de souche. Le corps cellulaire présente un noyau basal (Pl. XIV, fig. a) et se poursuit par un prolongement qui se dirige vers les couches nerveuses sous-jacentes (Pl. XIII, fig. c) où se distinguent de nombreuses vésicules synaptiques (Pl. XIII, fig. e). Les mitochondries se rencontrent plutôt dans la région haute du corps cellulaire (Pl. XIV, fig. a) ; certaines semblent résulter de la coalescence de plusieurs d'entre elles ; d'autres s'associent avec les gouttelettes lipidiques (Pl. XIV, fig. f). Ces dernières dont le nombre n'est jamais très élevé se trouvent parfois totalement incluses dans une substance dense aux électrons (Pl. XIV, fig. g). Une autre inclusion cytoplasmique retiendra plus longtemps notre attention : il s'agit des "formations paracristallines". Cette terminologie a été utilisée par BASSOT (1966) pour désigner des structures d'aspect assez variable où se répète uniformément un motif dans lequel dominant les lignes courbes. Ces formations, localisées souvent dans le corps cellulaire, existent aussi dans le col et dans le prolongement apical. De forme ovale ou arrondie, elles sont en relation étroite avec l'ergastoplasme (Pl. XIV, fig. c). La période des courbes qui forment le motif géométrique est comprise entre 1000 et 1300 Å. L'amplitude varie pour des formations différentes de 550 à 850 Å. Il arrive qu'une même formation puisse présenter deux aspects structuraux différents (Pl. XIV, fig. e).

Au niveau de la cupule pigmentaire, le corps cellulaire se rétrécit et forme le col qui se poursuit dans la cavité oculaire

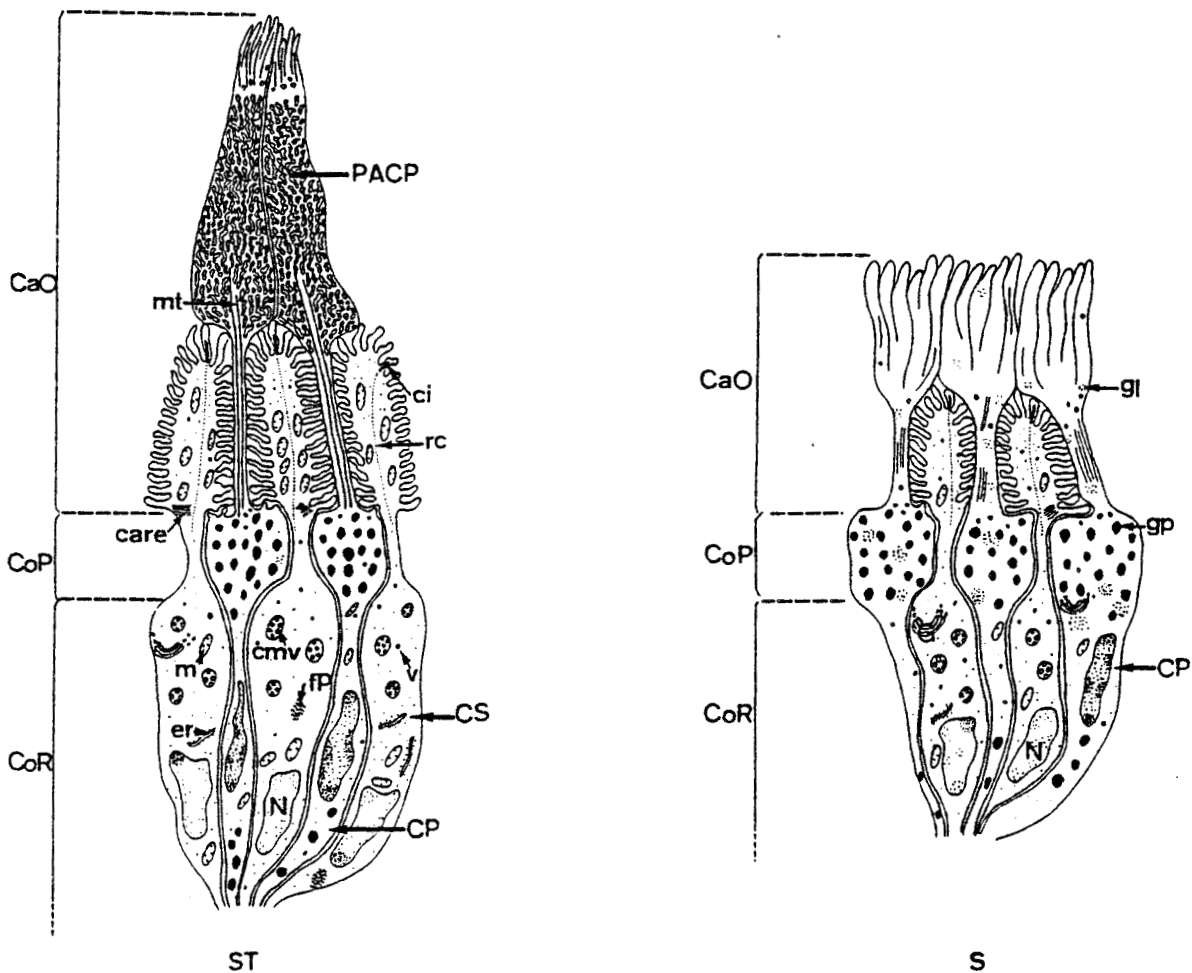


Figure 8 - Cellules sensorielles (CS) et de soutien (CP) d'un oeil de souche (S) et d'un oeil de stolon (ST). Remarquer :

- 1°- La présence d'une formation ciliaire [cil rudimentaire (ci) et racine ciliaire (rc)] dans la cellule photoréceptrice des yeux de la souche et du stolon.
- 2°- Le développement important pris par le prolongement apical de la cellule de soutien (PACP) de l'oeil de stolon et l'augmentation corrélative de la taille de la cavité oculaire (CaO).

care : canalicule de réticulum endoplasmique ; cmv : corps multivésiculaire ; CoP : couche pigmentaire ; CoR : couche rétinienne ; er : ergastoplasme ; fp : formation "paracristalline" ; G : dictyosome ; gl : glycogène ; gp : granule pigmentaire ; m : mitochondrie ; mt : microtubule ; N : noyau ; v : vésicule.



par le prolongement apical (Pl. XIV, fig. b). Celui-ci émet latéralement d'abondantes microvillosités plus ou moins enchevêtrées. La partie centrale de ce prolongement contient de très nombreuses mitochondries, des vésicules et des canalicules de réticulum endoplasmique. Ces derniers situés dans la partie basale du prolongement se superposent ; chaque pile ainsi formée contient environ une dizaine de canalicules. Ces structures étroitement associées aux mitochondries semblent parfois être en continuité avec les formations "paracristallines" (Pl. XIV, fig. d). Une racine ciliaire traverse généralement le prolongement pour s'achever par un cil rudimentaire à l'apex de ce dernier (Pl. XIV, fig. b).

c - Conclusions - Comparaison entre l'oeil de souche

 et l'oeil de stolon

Corrélatrice d'un grand développement de la cavité oculaire, l'augmentation de la taille de cet organe chez les stolons est un point qui mérite d'être souligné. Les prolongements apicaux des cellules de soutien de l'oeil de stolon sont beaucoup plus développés que ceux de l'oeil de souche (Fig. 8). On peut également constater une augmentation du nombre des microvillosités latérales du segment photosensible. Il semblerait donc que l'hypertrophie oculaire soit due comme chez les *Nereidae* (PFLUGFELDER, 1932 et FISCHER et BRÖKELMANN, 1966) à un accroissement du volume cellulaire ; mais il ne faut pas oublier que chez les *Heteronereis* il s'agit du même organe photorécepteur tandis que chez *S. amica*, nous avons affaire à un organe néoformé. De ce fait l'accroissement de la taille de cet organe est également dû à la présence d'un plus grand nombre de cellules rétinienne.

Bien que différencié secondairement, cet oeil de stolon hypertrophié a un modèle morphologique identique à celui de l'oeil de souche. Dans les deux cas, l'organe oculaire est à vision directe ; il est formé par la juxtaposition de cellules sensorielles et de soutien. La forme de ces cellules ne varie guère mais certains organites cytoplasmiques s'y rencontrent en plus grande quantité. Le prolongement apical photorécepteur renferme de très nombreuses mitochondries ; celles-ci encore abondantes dans le corps cellulaire sont parfois associées à des gouttelettes lipidiques, organites peu fréquents dans l'oeil de souche. Un tel regroupement de mitochondries a également été signalé par DORSETT et HYDE (1968) dans les cellules photoréceptrices de *Nereis virens* ; toutefois ces auteurs ne précisent pas l'état (atoque ou épitoque) des Vers utilisés. Le prolongement apical qui a vu son nombre de microvillosités latérales s'accroître, possède toujours une formation ciliaire ; le cil rudimentaire se situe à l'apex du segment photosensible.

Dans la cellule sensorielle de l'oeil de stolon il existe également des "formations paracristallines" appelées ainsi par analogie avec les figures décrites par BASSOT (1966). Nous reviendrons ultérieurement sur la présence de ces structures.

Chez le stolon comme chez la souche, on note l'absence de lentille résultant d'une sécrétion ; seuls les prolongements apicaux des cellules de soutien constituent une lentille qualifiée de "type cellulaire". Chez le stolon la partie distale de ces prolongements contient de très nombreux canalicules à paroi lisse.

L'oeil de stolon se différencie donc de l'oeil de souche essentiellement par sa taille, par une augmentation de la présence de certains organites cytoplasmiques et celle de nouvelles structures : les "formations paracristallines" et enfin par la substance finement granulaire observée dans la cavité oculaire au niveau des quelques espaces laissés libres entre les prolongements apicaux des cellules rétinienne.

2 - Oeil de stolon de *S. variegata* et *S. krohni*

Chez *S. amica*, l'oeil de stolon, bien que différencié secondairement, présente le même modèle que l'oeil de souche. Mais chez certains *Syllinae* (*S. variegata* et *S. krohni*) la structure de l'oeil de souche diffère de celle observée chez *S. amica*, c'est pourquoi il nous a paru intéressant d'étudier l'oeil de stolon de ces deux espèces afin de savoir s'il se différencie de manière telle qu'il ressemble à l'oeil de souche.

a - Obtention des stolons

Les stolons de *S. krohni* proviennent d'individus qui étaient en stolonisation naturelle. Par contre les stolons de *S. variegata* ont été obtenus expérimentalement après section de la région pharyngienne d'animaux au repos sexuel ; l'ablation du proventricule étant difficilement réalisable chez cette espèce de petite taille. La tête de stolon de *S. variegata*, de type dicère, à deux petites antennes et quatre yeux hypertrophiés, se forme tardivement alors que la maturation des gamètes est déjà bien avancée.

b - Structure de l'oeil

Comme l'oeil de souche, celui du stolon de *S. variegata* renferme un corps dense plus ou moins diffus, de taille sensiblement identique (Pl. XV, fig. a). Celui-ci s'insinue entre les

extrémités distales dichotomisées des prolongements apicaux des cellules de soutien ; il a tendance à s'étendre hors de la cavité oculaire. Dans celle-ci se rencontrent surtout les prolongements apicaux des cellules sensorielles et ceux des cellules de soutien. Ces derniers, beaucoup plus développés que chez la souche, s'apparentent à ceux décrits dans l'oeil de stolon de *S. amica* (Pl. XV, fig. d). Le prolongement photosensible formé de nombreuses microvillosités latérales renferme dans sa partie basale des mitochondries, une ou deux gouttelettes lipidiques, des canalicules de réticulum endoplasmique et des "formations paracrystallines" qui s'observent aussi dans le col et le corps de cette cellule (Pl. XV, figs c, e et f).

A l'encontre de l'oeil de la souche qui renferme une volumineuse lentille sécrétée, l'oeil de stolon de *S. krohnii* en est dépourvu. Dans la cavité oculaire ne se discernent que les prolongements apicaux des cellules sensorielles et des cellules de soutien ; ces derniers, bien développés, remplis de canalicules à paroi lisse forment comme chez *S. amica* une lentille de "type cellulaire". L'observation d'un oeil de stolon dont la différenciation n'est pas encore achevée confirme cette absence de lentille sécrétée. En effet dans la très vaste cavité sous-cuticulaire ne s'élèvent que les prolongements apicaux des cellules sensorielles et des cellules de soutien encore peu développés (Pl. XV, figs b et g).

c - Conclusions

L'oeil de stolon des *Syllinae*, formé au cours de la stolonisation est toujours plus développé que l'oeil de souche qui apparaît lors de l'ontogenèse. Il est intéressant de remarquer que cette hypertrophie oculaire se produit également lorsque la tête de stolon est peu différenciée et ne possède qu'un nombre réduit d'appendices céphaliques (*S. variegata*).

Mise à part cette différence de taille, il existe généralement une grande analogie dans la structure fondamentale des yeux de souche et de stolon des *Syllinae* (*S. amica*, *S. variegata*). Cependant l'oeil de stolon de *S. krohnii*, dépourvu de lentille sécrétée, diffère de l'oeil de souche mais de ce fait s'apparente étroitement aux yeux de stolon des autres *Syllinae*.

B - Etude de l'oeil de stolon d'*Autolytus pictus*

1 - Obtention des stolons

Comme *S. amica* cette espèce se reproduit par stolonisation paratomique mais la tête du stolon occupe une position fixe : le 14e segment.

D'autre part il existe un dimorphisme sexuel au niveau des appendices céphaliques. Chez les stolons femelles ou *Sacconereis*, les deux paires d'yeux, quoique bien développées, sont de taille inférieure à celle des yeux des stolons mâles ou *Polybostrichus*. En 1964, DURCHON et WISSOCQ ont montré que la section des douze segments antérieurs ou l'ablation élective du pharynx détermine une stolonisation expérimentale dans 70 % des cas.

2 - Structure de l'oeil

Les yeux de stolon se différencient de ceux de la souche par leur plus grand développement ; ceci n'entraîne cependant aucune modification dans la morphologie générale des cellules sensorielles et de soutien. La cavité oculaire renferme toujours une volumineuse lentille formée de deux parties séparées par une constriction (Pl. XVI, fig. a). La partie proximale, logée dans la cavité oculaire repose sur les prolongements apicaux des cellules de soutien dans lesquels se discernent de nombreux microtubules orientés longitudinalement (Pl. XVI, fig. f). La partie distale s'étend par contre jusqu'à la cuticule qui s'invagine à ce niveau (Pl. XVI, fig. b). Ainsi, les fibres de cette dernière entrent en contact avec la zone périphérique de la lentille, région où pénètrent les microvillosités des cellules épidermiques. Un ou deux centrioles orientés perpendiculairement ont été mis en évidence dans les cellules proches de l'étranglement de la lentille (Pl. XVI, fig. d). Les prolongements apicaux des cellules sensorielles, bien que plus développés que ceux de l'oeil de souche, renferment les mêmes organites cytoplasmiques (Pl. XVI, fig. g) : granules pigmentaires, canalicules de réticulum endoplasmique, mitochondries. La formation ciliaire constituée d'un cil rudimentaire (Pl. XVI, fig. c), d'un centriole et d'une longue racine ciliaire (Pl. XVI, fig. g) est toujours présente, malgré l'existence des nombreuses microvillosités rhabdomériques. Dans la région basale s'intercale quelquefois entre ces dernières un petit prolongement (Pl. XVI, fig. e). En comparaison avec ce qui a été décrit par BRANDENBURGER en 1975 chez *Helix aspersa*, ce type de prolongement pourrait éventuellement appartenir à un second type de cellule sensorielle. Il n'a été que très rarement observé et la continuité avec le corps cellulaire n'a pu être mise en évidence. De petite taille (environ 7 fois inférieure aux autres), cette extension renferme un cil rudimentaire, un centriole et une courte racine ciliaire (Pl. XVI, fig. e) ; elle contient également de nombreuses petites vésicules moyennement denses aux électrons.

3 - Conclusions

Bien que différenciés à des moments très différents, l'oeil de stolon et l'oeil de souche d'*A. pictus* présentent une grande analogie structurale.

Comme chez les *Syllinae*, l'organe oculaire du stolon d'*A. pictus* est plus développé que celui de la souche mais la présence chez cette espèce d'une lentille sécrétée fait que l'accroissement de la taille ne se réalise pas exactement comme chez *S. amica*. Chez le stolon, le volume de la lentille est plus important et les prolongements apicaux des cellules rétinienne sont plus développés. Le nombre des microvillosités latérales du prolongement photosensible augmente et simultanément la longueur du prolongement apical de la cellule de soutien s'accroît. Cependant le développement pris par ce dernier est loin d'être aussi important que celui observé chez *S. amica*, espèce chez laquelle les prolongements apicaux forment la lentille. Il semblerait que l'accroissement de la taille de cet organe néoformé ne soit pas seulement dû à une hypertrophie cellulaire ; il y aurait, comme chez les *Syllinae*, augmentation du nombre des cellules rétinienne.

Chez *A. pictus* il est intéressant de noter l'absence des "formations paracrystallines" dans les cellules photoréceptrices de l'oeil de stolon.

C - Etude des taches oculaires du stolon de *Syllis spongicola*

Syllis spongicola Grube (*Haplosyllis hamata* Claparède) se reproduit par stolonisation avec scissiparité simple, c'est-à-dire que la souche régénère après le détachement du stolon qui reste acéphale. Cependant au cours de la différenciation de ce dernier, des taches pigmentaires brunes apparaissent sur chaque métamère du stolon à la base du cirre dorsal des parapodes (Pl. XVII, fig. a).

Ces taches oculaires ont été étudiées en microscopie photonique par MALAQUIN (1893) ; pour cet auteur, ces structures se situent entre l'oeil simple de beaucoup de Polychètes et l'oeil composé des Annélides tubicoles.

1 - Techniques

La fixation couramment utilisée pour l'observation en microscopie électronique s'est révélée imparfaite dans le cas des taches oculaires. L'eau salée a de ce fait été remplacée par une solution de sucrose 1 M afin que l'osmolarité du fixateur soit de l'ordre de 1 100 mlos ; le liquide de lavage a également été préparé avec du sucrose 1 M. Par contre, le post-fixateur à base d'acide osmique est resté inchangé.

2 - Structure des taches oculaires

La tache oculaire est composée "d'unités visuelles" ; les cellules de soutien entourent chaque cellule sensorielle (Pl. XVII, fig. b). Deux autres types cellulaires ont également été observés : il s'agit des cellules muqueuses et des cellules nerveuses chargées en grain de sécrétion. Ces dernières se situent à la base de la tache oculaire, au voisinage d'une jonction neuromusculaire épidermique.

Les cellules sensorielles

L'extrémité distale des cellules sensorielles s'invagine et forme une cavité dans laquelle s'étendent de nombreuses microvillosités et un cil rudimentaire (Pl. XVII, figs c et e). Tandis qu'à la périphérie de cette cavité se distinguent de très nombreuses mitochondries (Pl. XVII, fig. e), à l'apex, une substance dense striée périodiquement a parfois été observée (Pl. XVII, fig. f). Le corps cellulaire est dépourvu de granules pigmentaires ; il contient un noyau de forme régulière, les inclusions cytoplasmiques classiques (appareil de Golgi, ergastoplasme, corps résiduels) et quelques organites plus particuliers à ce type cellulaire : des corps multivésiculaires et des gouttelettes lipidiques.

Les cellules de soutien

Elles se caractérisent par les nombreux granules qu'elles contiennent. Généralement localisés dans la région nucléaire, ces derniers se rencontrent parfois dans les prolongements distaux qui s'étendent entre les extrémités photoréceptrices des cellules sensorielles. Ces prolongements atteignent la cuticule et émettent dans sa direction de petites microvillosités. D'autre part, le côté adjacent à la cellule sensorielle s'insinue entre l'extrémité invaginée de cette cellule et la cuticule, ne laissant subsister qu'une étroite communication entre cette dernière et la cavité photoréceptrice. Dans celle-ci pénètrent les fines fibres de l'assise profonde de la zone interne de la cuticule.

Deux centrioles orientés perpendiculairement ont été observés dans l'extrémité distale de la cellule de soutien (Pl. XVII, fig. d). A ce niveau se rencontrent également de petites vacuoles au contenu plus ou moins dense aux électrons. Cette cellule renferme en plus des gouttelettes lipidiques, quatre sortes de granules (Pl. XVIII, figs a et b). Les premiers, homogènes et très denses aux électrons, sont d'assez grande taille (1 à 1,5 μm de diamètre), ce sont les granules pigmentaires. Les seconds sont toujours très denses aux électrons

mais leur taille est en général dix fois inférieure à celle des précédents. Les troisièmes ont une forme plus irrégulière, leur taille est assez réduite (environ 0,3 μm de diamètre). Moyennement denses aux électrons ils contiennent de nombreux petits grains très denses. Les quatrièmes sont de grande taille, leur diamètre est parfois supérieur à 1,5 μm . La densité de leur contenu varie d'un granule à l'autre et ils renferment assez souvent un corps très dense et homogène qui rappelle les granules pigmentaires voisins. D'autre part, la texture de la périphérie laisserait supposer que ces granules dérivent des granules muqueux proches.

Les cellules muqueuses

Elles se situent généralement à la périphérie des "unités visuelles", parfois entre ces dernières. Ces cellules se rencontrent également au niveau de l'épiderme (Pl. XVIII, fig. e). Chez *S. spongicola* on retrouve les trois types de cellules décrits par WELSCH et STORCH (1969) dans l'osphradie de *Buccinum undatum*. Les granules muqueux du premier type tendent à perdre leur individualité (Pl. XVIII, fig. c). Ils renferment tous une substance finement granulaire, peu dense aux électrons. Leur noyau est dense ; seuls quelques granules interchromatiniens peuvent être observés. Les cellules muqueuses du second et du troisième type contiennent des granules de densité différente. Chaque granule est entouré par une membrane ; ceux du second type ont un contenu généralement homogène (Pl. XVIII, fig. d), par contre ceux du troisième type présentent une zone périphérique claire et une zone centrale plus sombre (Pl. XVIII, fig. f). Dans la cellule muqueuse du second type coexistent parfois des granules de densité et de taille très différentes ; les petits sont souvent denses tandis que la texture des plus vastes tend à s'identifier à celle des granules décrits dans le premier type de cellule (Pl. XVIII, fig. g). Ceci laisserait supposer que ces deux types de cellules muqueuses correspondraient en réalité à un seul et même type cellulaire observé à différents moments du cycle sécrétoire.

Les cellules nerveuses chargées de grains de sécrétion

Ces quelques cellules se situent à la base de la tache oculaire contre la jonction neuromusculaire épidermique (Pl. XIX, fig. a). Deux types de cellules ont été observés. Chez le premier, les prolongements sont remplis de deux sortes de grains (Pl. XIX, fig. c) ; les plus nombreux, peu opaques aux électrons, ont une taille comprise entre 1 000 et 1 800 Å, les autres sont plus denses et plus petits (diamètre de 1 000 à 1 300 Å). L'autre type de cellule contient beaucoup moins de grains (Pl. XIX, fig. b) ; ils sont tous identiques, leur contenu est dense et homogène et leur taille varie entre 800 et 1 200 Å.

Les prolongements cellulaires s'étendent contre la jonction neuromusculaire puis finissent par se confondre avec les fibres de cette dernière.

La jonction neuromusculaire

Au niveau de la plaque motrice se rencontrent plusieurs types de terminaisons nerveuses. Le type le plus abondant renferme de très nombreuses petites vésicules claires d'un diamètre voisin de 300 Å et disséminés parmi celles-ci des grains opaques aux électrons d'un diamètre moyen de 600 Å qui présentent parfois une marge claire (Pl. XIX, fig. d). Il semble possible d'établir sur le plan morphologique une comparaison entre ce type de terminaison et les fibres *Ca* décrites par DHAINAUT-COURTOIS en 1972 dans la jonction neuromusculaire sous-épidermique de *Nereis pelagica* et celles de type *a* observées chez *N. diversicolor* (DUPONCHELLE, 1973) et ainsi dénommées par analogie avec les précédentes. Chez *S. spongicola*, ce type de terminaison semble dépourvu de figures présynaptiques typiques qui sont décrites chez *Nereis*.

Une seconde sorte de terminaison, peu fréquente, possède des grains de densité variable, de forme souvent allongée ; ils peuvent atteindre 1 350 Å (Pl. XIX, fig. d). Elle semblerait correspondre aux fibres *Cb* (DHAINAUT-COURTOIS, 1972). D'autres terminaisons, beaucoup moins nombreuses, contiennent des grains très opaques aux électrons dont le diamètre est compris entre 800 et 1 100 Å (Pl. XIX, fig. e). Ces fibres pourraient éventuellement appartenir aux cellules chargées en grains de sécrétion décrites précédemment.

3 - Conclusions

Les taches oculaires de *S. spongicola*, constituées de plusieurs "unités visuelles", diffèrent de l'oeil de souche dont la configuration est celle d'un oeil simple. MALAQUIN en 1893, qui avait déjà noté cette différence, concluait ainsi son étude des taches pigmentaires : "cet oeil tient le milieu entre l'oeil simple tel qu'il existe chez beaucoup d'Annélides Polychètes et en particulier chez les Syllidiens, et l'oeil composé des Annélides tubicoles".

Les taches oculaires font penser aux organes photorécepteurs des filaments du panache branchial de certains *Sabellidae* (KERNEIS, 1971 et 1975 ; CARRICABURU et KERNEIS, 1975). Toutefois, chez *Potamilla reniformis*, la cavité formée par l'invagination de l'extrémité distale de la cellule photoréceptrice renferme une lentille sécrétée alors

que chez *S. spongicola* cette cavité ne contient que les microvillosités rhabdomériques. Les différentes "unités visuelles" sont dépourvues de lentille.

Dans les taches oculaires, le pigment n'est localisé comme dans l'oeil de souche que dans les cellules de soutien. Cependant, si chez ce dernier la taille et la structure des granules sont homogènes, il n'en est pas de même dans les taches oculaires où quatre sortes de granules ont pu être distinguées. D'autre part, il faut rappeler que l'oeil de souche est rouge tandis que les taches oculaires sont brunes.

Les taches oculaires sont les seules structures visuelles des *Syllidae* chez lesquelles des cellules muqueuses ont été décrites. Toutefois, ce type de cellule a également été observé dans la portion non rhabdomérique de la rétine de *Nautilus macromphalus* (BARBER et WRIGHT, 1969). Pour ces auteurs, ces cellules produiraient la substance gélatineuse qui remplit l'oeil.

D'autre part, dans l'ocelle pygidial de *Chone ecaudata*, ERMAK et EAKIN (1976) ont noté non plus la présence de cellules muqueuses mais celle de grains de mucus. Ceux-ci, dispersés parmi les granules pigmentaires des cellules de soutien, sont morphologiquement identiques à ceux des cellules sécrétrices de la cuticule ; ainsi les cellules de soutien continuent apparemment à sécréter la cuticule tout en servant de support aux cellules photoréceptrices.

Chez *S. spongicola*, on retrouve dans l'épiderme les mêmes cellules muqueuses que dans les taches oculaires. Présentes avant la différenciation oculaire, ces cellules ne subiraient aucune modification et se retrouveraient intercalées entre les cellules sensorielles et les cellules de soutien nouvellement formées. Ces éléments ne seraient donc que des vestiges de l'épiderme.

Chez cette espèce, la présence dans les cellules de soutien de granules pigmentaires de grande taille, au centre très dense aux électrons, et dont la texture de la périphérie rappelle celle de certains grains de mucus proches, peut également laisser supposer que ce type cellulaire se différencie à partir de certaines cellules muqueuses. Ce mode de différenciation rejoint celui proposé par ERMAK et EAKIN (1976) mais seule l'étude de l'organogenèse de ces taches oculaires nous permettra d'infirmier ou au contraire de vérifier cette hypothèse.

D - Discussion

1 - Hypertrophie oculaire

Chez les *Syllidae*, l'organogenèse des structures oculaires lors de la stolonisation conduit toujours à une hypertrophie de l'organe ainsi formé. Celle-ci est due à un développement accru du volume des cellules rétiniennes mais aussi à une augmentation de leur nombre.

2 - Formations "paracristallines"

Les formations "paracristallines", ainsi qualifiées par analogie avec les structures décrites par BASSOT (1966) dans les photocytes des *Polynoïnae*, s'observent dans les cellules photoréceptrices de l'oeil de stolon et dans celles de l'oeil régénéré hypertrophié. Abondantes chez *S. amica* et *S. variegata*, elles sont beaucoup moins fréquentes chez *S. krohnii* et n'ont pas été mentionnées chez *A. pictus*. Ces formations apparaissent tardivement au cours de l'organogenèse oculaire ; elles ne sont présentes qu'en fin de stade 6 chez le stolon et en fin de différenciation pour l'oeil régénéré. Un fait similaire a été signalé lors de la régénération des élytres d'*Acholöe* (NICOLAS, 1977). Les paracristaux de réticulum endoplasmique lisse ou photosomes sont en effet les derniers organites à se mettre en place.

Ces formations se rencontrent assez fréquemment dans les organes visuels. Elles ont été observées dans les photorécepteurs des *Nereidae* : *Nereis virens* (DORSETT et HYDE, 1968) et des Gastéropodes (CLARK, 1965 ; EAKIN et BRANDENBURGER, 1975) et dans l'épithélium pigmentaire de l'oeil de *Latimeria* (LOCKET, 1973) et dans celui d'une lamproie (ÖHMAN, 1974). Elles sont également le constituant essentiel de la lentille des yeux de tous les *Aphroditidae* (BASSOT et NICOLAS, 1978). Mais des structures plus ou moins analogues ont aussi été signalées dans de nombreuses autres cellules du règne végétal (ESAU et GILL, 1971) et animal. Elles ont été décrites dans les photocytes des *Polynoïnae* (BASSOT, 1964 et 1966 ; PAVANS DE CECCATTY et Coll., 1972 et 1977), dans les cellules neurosécrétrices de l'hypothalamus de lézard (D'UVA, 1968), dans les cellules de l'épithélium intestinal en dégénérescence chez un Amphibien (HOURDRY, 1969), dans l'organe de Bellonci d'un Isopode (CHAIGNEAU, 1971), dans les cellules HeLa cultivées *in vitro* (FRANKE et SCHEER, 1971), dans les cellules épithéliales de la paroi rectale d'un Insecte aptérygote (FAIN-MAUREL et CASSIER,

1972), dans l'organe de Jacobson du chat (SEIFERT, 1973), dans les "chloride secreting cells" dégradées des branchies des poissons qui passent de l'eau de mer à l'eau douce (DOYLE, 1977), et dans bien d'autres types cellulaires. BASSOT et NICOLAS (1978) signalent qu'ils ont regroupé 52 références, la liste n'étant certainement pas exhaustive.

Pour certains auteurs, ces formations résultent d'un agencement particulier du réticulum endoplasmique. Dès 1966, BASSOT proposa un modèle d'interprétation structurale (Fig. 9 a). Les microtubules de réticulum endoplasmique de forme ondulée se disposent très régulièrement. Les courbes formées par ceux d'un même plan sont en phase les unes par rapport aux autres tandis que celles du plan voisin sont décalées d'une demi-période. Différents types de courbes peuvent se présenter mais pour un grain donné les microtubules ne dessinent qu'un seul type. D'UVA (1968) et STARKE et NOLTE (1970) interprètent ces structures de la même façon (Fig. 9 b). Toutefois des différences existent dans les période et amplitude de ces microtubules. Pour les photosomes ces valeurs sont respectivement de 800 \AA et 430 \AA tandis que pour les structures tubulaires des cellules neurosécrétrices de l'hypothalamus de lézard elles sont de $2\ 150 \text{ \AA}$ et 970 \AA , et pour celles des spermatozoïdes de Planorbe de $1\ 000 \text{ \AA}$ et 125 \AA . Pour FAIN-MAUREL et CASSIER (1972), l'espace intermembranaire qui constitue le motif géométrique sinusoïdal ne correspond plus à du réticulum endoplasmique tubulaire mais représente des lames hyaloplasmiques. D'autre part, SMITH et DEINHARDT (1968) présentent un séduisant modèle tridimensionnel d'un complexe membranaire formé par la fusion de deux membranes superposées de réticulum endoplasmique (Fig. 9 c). L'interprétation structurale de ces formations observées dans l'oeil des Syllidiens est peu aisée. En effet, le modèle proposé par BASSOT (1966) s'adapte à un grand nombre de figures mais dans certains cas il semblerait que ce soit l'espace compris entre les motifs géométriques qui soit en communication directe avec l'ergastoplasme, les lignes courbes correspondant à du hyaloplasme. En ce sens nous rejoindrions plutôt l'interprétation de FAIN-MAUREL et CASSIER. Actuellement, il est difficile d'opter pour un modèle structural. Nous pouvons simplement dire qu'il s'agit d'un agencement particulier qui s'instaure entre le réticulum endoplasmique et le hyaloplasme.

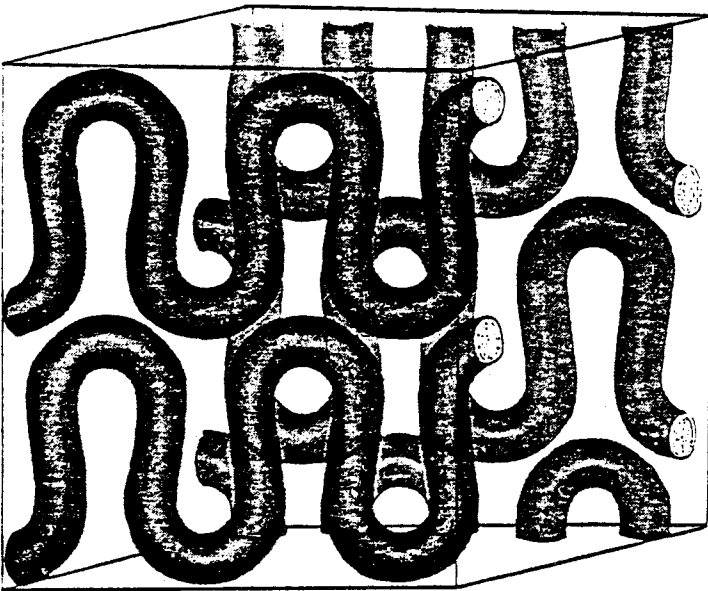
La signification fonctionnelle de ces formations est loin d'être connue. Certains auteurs se contentent de les décrire, d'autres essaient d'entrevoir une fonction plus ou moins liée au type cellulaire où elles se rencontrent. C'est ainsi que pour D'UVA (1968) ces structures, situées dans les cellules neurosécrétrices de l'hypothalamus de lézard pourraient éventuellement intervenir dans des fonctions hypothalamiques non

précisées, tandis que pour LOCKET (1973) elles auraient une action sur la régulation osmotique et le transport des ions dans les yeux de *Lati-meria*. Pour BASSOT, qui fut un des premiers auteurs à les décrire et à proposer un modèle, elles seraient les sources présumées de l'activité bioluminescente. L'agencement particulier du réticulum endoplasmique au niveau des photosomes permet un développement considérable des surfaces membranaires qui délimitent deux milieux : l'intérieur des microtubules et l'extérieur. Le déclenchement de la réaction lumineuse impliquerait un changement de perméabilité des membranes des microtubules permettant la mise en contact de substances réactives normalement compartimentées.

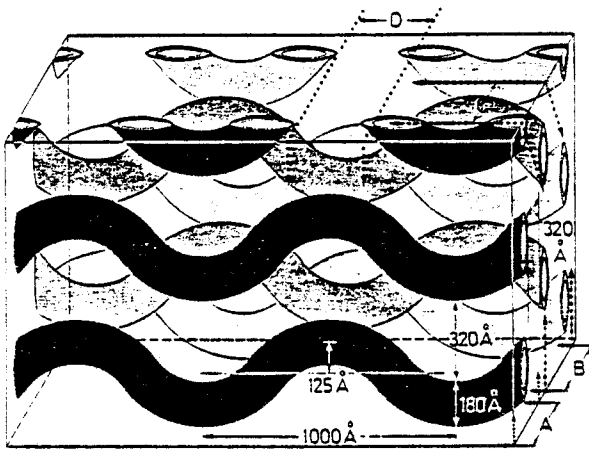
Quoique ces formations se rencontrent assez fréquemment dans les organes visuels, il est difficile d'envisager la fonction éventuelle de ces structures dans les cellules photoréceptrices des *Syllidae*. La signification fonctionnelle des paracrystaux de réticulum endoplasmique présents dans la lentille des *Aphroditidae* n'est pas non plus élucidée (BASSOT et NICOLAS, 1978) ; leur présence chez des espèces de *Polynoënae* non luminescents ne permet pas de retenir l'hypothèse qui envisagerait une éventuelle émission de lumière à partir de ces structures comme cela a pu être démontré pour les paracrystaux de réticulum endoplasmique présents dans les photocytes des *Polynoënae* luminescents (PAVANS DE CECCATY et Coll., 1977).

Chez les *Syllidae*, les "formations paracrystallines" ont été décelées dans des organes en voie de développement important (oeil de stolon, oeil régénéré hypertrophié), il est de ce fait tentant d'opérer un rapprochement avec des observations similaires effectuées par d'autres auteurs. Nous citerons en particulier le cas des cellules Hela cultivées *in vitro*, dans lesquelles FRANKE et SCHEER (1971) ont observé de telles formations. Il est regrettable que DORSETT et HYDE (1968) qui ont aussi décrit ces éléments dans l'oeil de *Nereis virens*, n'aient pas spécifié l'état (atoque ou épitoque) des Vers utilisés ; leurs résultats auraient peut-être permis d'infirmer ou au contraire d'étayer cette hypothèse. Mais il ne faut pas oublier que chez les *Syllinae*, les formations "paracrystallines" n'ont pas toujours été observées dans les organes oculaires qui subissent une croissance cellulaire exacerbée : l'oeil de stolon d'*A. pictus* et celui d'autres *Autolytinae* en sont des exemples.

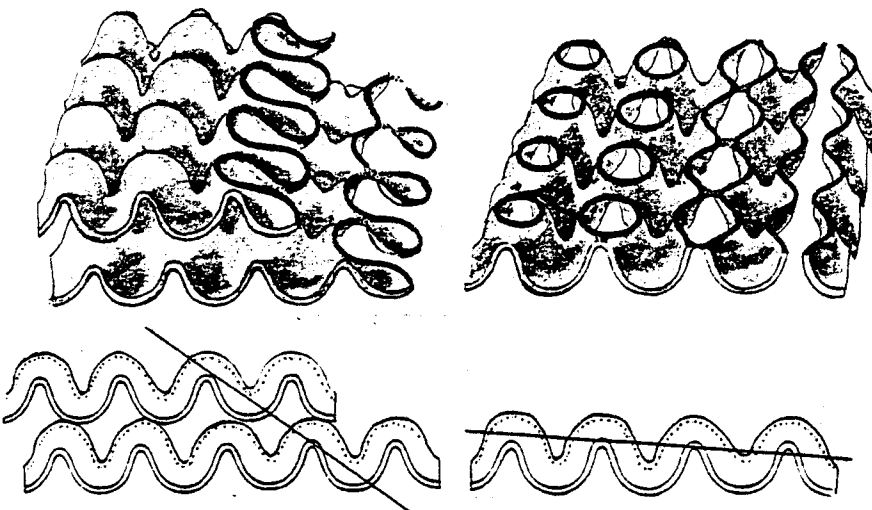
Figure 9 - Différents modèles tridimensionnels permettant d'expliquer la structure des formations "paracristallines".



a - Disposition des microtubules dans un grain d'un photocyte (BASSOT, 1966).



b - Modèle de la disposition tridimensionnelle des tubules dans les corps tubulaires (STARKE et NOLTE, 1970).



c - Reconstitution graphique d'un complexe de membrane (SMITH et DEINHARDT, 1968).

3 - Analogie structurale entre l'oeil de souche et celui de stolon

Mise à part la taille, il existe généralement une grande analogie dans la structure des yeux de la souche et du stolon. Ceci est cependant assez exceptionnel. En effet, les ocelles segmentaires (HERMANS, 1969) ou pygidiaux (ERMAK et EAKIN, 1976) présents chez certains Polychètes ont une structure différente de celle des ocelles prostomiaux (HERMANS et CLONEY, 1966 ; ERMAK et EAKIN, 1976). Une différence de structure a également été mise en évidence entre les yeux des filaments branchiaux et les ocelles segmentaires des *Sabellidae* (KERNEIS, 1968a). Il faut toutefois remarquer que les ocelles segmentaires et pygidiaux reposent directement sur les couches musculaires sous-jacentes alors que les yeux du stolon des *Syllidae* sont en relation avec un cerveau. La similitude dans la structure fondamentale des yeux de souche et de stolon des *Syllidae* pourrait donc s'expliquer par le fait que l'organe visuel se différencie en présence d'un cerveau. En effet, au cours de la stolonisation, nous assistons à la mise en place d'un prostomium avec ses divers appendices céphaliques. L'oeil de stolon, bien que différencié secondairement chez l'adulte, doit être considéré comme un ocelle cérébral et non comme un ocelle tégumentaire. Même dans les cas de polycéphalie (Pl. XII, figs h et i) qui se produisent assez fréquemment lors des stolonisations expérimentales chez *Syllis amica* (DURCHON, 1952 et 1959), les deux paires d'yeux volumineux, qui se développent indifféremment sur les métamères de la souche ou sur ceux du stolon, sont situées de part et d'autre d'un cerveau (BOCQUET, 1973). Lorsqu'il ne se forme qu'une demi-tête surnuméraire, il n'existe qu'une paire d'yeux et qu'un demi-cerveau localisé dans la moitié correspondante du métamère (Pl. XII, fig. j).

Quant aux taches oculaires de *S. spongicola*, dont la structure ne s'identifie pas à celle des yeux prostomiaux, on remarque que ces éléments visuels ne sont pas associés à un cerveau ; ils ne reposent que sur une jonction neuromusculaire. Les taches oculaires se classent ainsi parmi les ocelles tégumentaires. De ce fait il n'est plus surprenant de constater que la structure de ces organes photorécepteurs segmentaires, formés secondairement lors de la stolonisation, diffère de celle des ocelles cérébraux. Les observations montrent, comme l'avaient suggéré ERMAK et EAKIN (1976) que les ocelles cérébraux sont plus caractéristiques des formes ancestrales que les ocelles tégumentaires qui sont plus superficiels et plus sujets à une sélection de l'environnement.

II - ETUDE INFRASTRUCTURALE DE L'ORGANOGENESE DE L'OEIL DE STOLON

Comme l'étude de l'oeil de la larve n'a pas permis de mettre en évidence le mode de développement des prolongements apicaux des cellules sensorielles, ni le mode de formation de la lentille, l'étude de l'organogénèse de l'oeil de stolon devrait nous permettre de répondre à ces questions.

A - Syllis amica

1 - Définition des divers stades de la stolonisation

Une étude chronologique du développement a été réalisée par WISSOCQ (1970) (Fig. 10) ; nous rappellerons ici les principaux stades :

Stade 1-2 : Hypertrophie des néphridies dans la partie caudale du ver. Apparition des spermatocytes chez les mâles et des ovocytes chez les femelles.

Stade 3 : Apparition d'un bourrelet tégumentaire sur la face antéro-dorsale du segment céphalique, néoformation de deux antennes. Le segment céphalique se distingue des autres métamères.

Stade 4 : Formation des yeux (une paire antérieure et une paire postérieure), allongement des antennes.

Stade 5 : Apparition des palpes, accroissement du diamètre oculaire.

Stade 6 : Hypertrophie des yeux par rapport au stade précédent. Apparition des soies natatoires.

Stade 7 : Le stolon se détache de la souche.

L'étude du développement de l'oeil n'est envisagée qu'à partir du stade 3, c'est-à-dire à partir du moment où le segment céphalique se distingue des autres métamères

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

a - Stade 3

En début de stade 3, l'épiderme épaissi du bourrelet céphalique se dissocie de la cuticule ; il s'invagine et forme ainsi une petite cavité sous-cuticulaire (Pl. XX, fig. a) qui s'élargit rapidement (Pl. XXI, fig. a). Elle correspond à la future cavité oculaire. Entre les cellules épithéliales et la couche musculaire s'observe un début de structure nerveuse (Pl. XX, fig. a). A ce stade, les cellules qui s'ordonnent à la péri-

phérie de cette cavité ne sont généralement pas encore différenciées en cellules sensorielles ou en cellules de soutien. Leurs noyaux, de forme régulière, possèdent un nucléole central ou excentré ; les amas de chromatine se répartissent au centre ou le long de l'enveloppe nucléaire. Leurs régions apicales renferment des vacuoles au contenu plus ou moins dense (Pl. XX, fig. c) qui rappellent celles décrites dans les cellules épidermiques. D'autres vacuoles plus vastes (Pl. XX, fig. b) semblent résulter de la coalescence de plusieurs d'entre elles et s'ouvrir dans la cavité afin de libérer leur contenu. Après l'emploi de la technique de SELIGMAN modifiée par THIERY (TCH : 27 heures, protéinate d'argent) de nombreux petits grains d'argent sont dispersés dans la substance légèrement floconneuse de la cavité sous-cuticulaire et dans celle de ces vacuoles (Pl. XX, fig. d). Par ailleurs, un dépôt de grains d'argent recouvre les corps denses peu homogènes (Pl. XX, fig. d) présents dans ces cellules. Celles-ci possèdent aussi une formation ciliaire souvent représentée par un ou deux centrioles orientés perpendiculairement (Pl. XXII, fig. a), plus rarement par un cil rudimentaire. La présence d'une telle formation ne nous permet pas de différencier les cellules sensorielles des cellules de soutien ; nous verrons en effet, au stade 3 proprement dit, que ces deux types de cellules renferment une formation ciliaire. Il est d'autre part intéressant de signaler que ces structures ciliaires se retrouvent aussi dans la partie apicale des cellules épidermiques proches de la cavité sous-cuticulaire. Les derniers éléments cytoplasmiques qui retiendront notre attention sont les filaments groupés en faisceau et orientés perpendiculairement à la surface du tégument (Pl. XX, fig. a). Ces structures rappellent les tonofilaments décrits dans les cellules épidermiques (BOILLY, 1968) mais font aussi penser aux faisceaux de filaments observés dans les cellules de soutien de l'oeil de souche et de stolon.

Au stade 3 proprement dit, la distinction entre cellule sensorielle et cellule de soutien est possible. Chez cette dernière deux parties commencent à s'individualiser : le corps cellulaire et le prolongement apical qui s'étend dans la cavité sous-cuticulaire. Le noyau, logé dans la partie basale du corps cellulaire, a un contour régulier. A son voisinage se rencontrent un dictyosome normalement développé et un réseau ergastoplasmique peu abondant, tandis que la partie apicale du corps cellulaire renferme des filaments

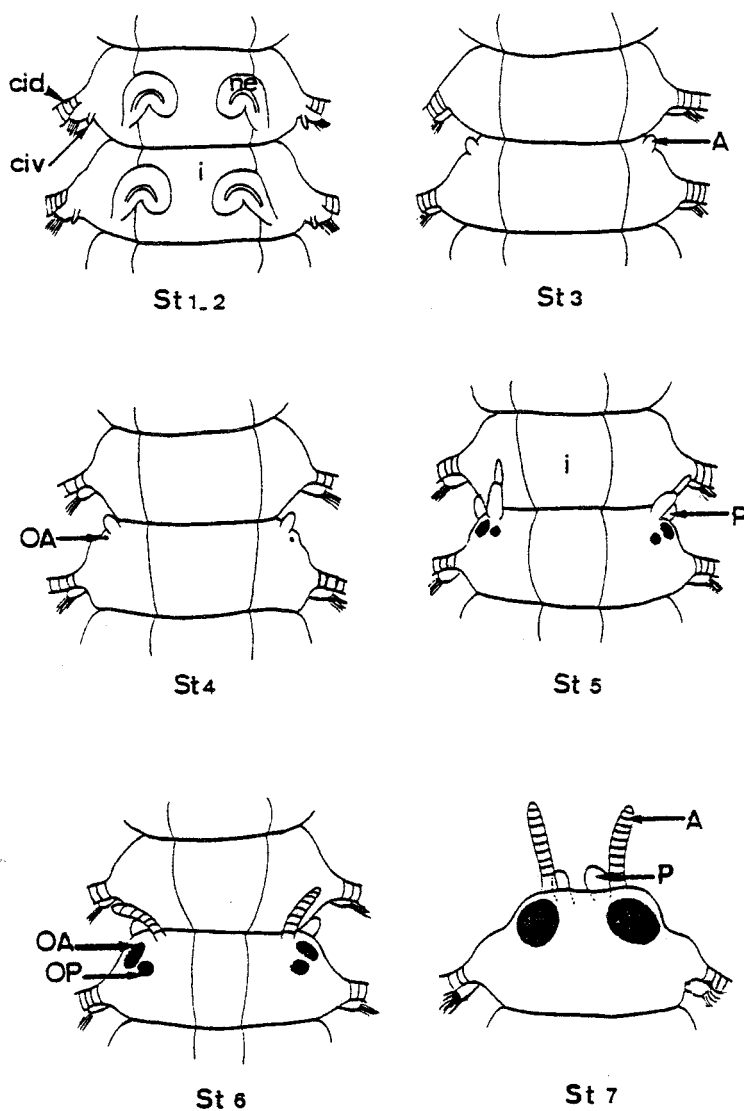


Figure 10 - Schémas des différents stades de l'évolution stoloniale chez *S. amica* (d'après WISSOCQ, 1970).

- St. 1-2 : Aspect des néphridies hypertrophiées (ne), vues par transparence, sur la face ventrale.
- St. 3 : Antennes (A) apparues sur le bourrelet céphalique.
- St. 4 : Formation de la première paire d'yeux antérieurs (OA).
- St. 5 : Apparition des palpes (P) et des yeux postérieurs (OP).
- St. 6 : Hypertrophie des yeux.
- St. 7 : Stolon détaché.

cid : cirre parapodial dorsal ; civ : cirre parapodial ventral ; i : intestin ;



de soutien groupés en faisceau et orientés longitudinalement, des mitochondries allongées qui parfois s'assemblent et des vacuoles au contenu plus ou moins dense aux électrons. Il faut aussi signaler la présence des premiers granules pigmentaires. Un cil rudimentaire ou deux centrioles orientés perpendiculairement s'observent fréquemment à la limite entre le corps cellulaire et le prolongement apical (Pl. XXIII, fig. a) ; la région basale de ce dernier émet latéralement quelques microvillosités tandis que sa partie apicale a tendance à se dichotomiser. Il renferme de nombreuses vésicules polymorphes et des microtubules orientés longitudinalement. La cellule sensorielle commence à se différencier. Ce sont généralement la localisation du prolongement apical et l'existence de petites microvillosités qui laissent supposer qu'il s'agit d'une cellule sensorielle.

b - Stade 4

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

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

Les cellules de soutien situées vers la base de la cupule possèdent déjà de nombreux granules pigmentaires. Ces derniers regroupés dans la région apicale des corps cellulaires tendent à donner naissance à un début de couche pigmentaire. Parmi ces granules se rencontrent quelques-uns de leurs précurseurs. Il s'agit souvent de très petits granules de pigment libres ou regroupés dans une vacuole au contenu peu ou moyennement dense aux électrons. Certains granules non encore complètement différenciés présentent souvent une zone claire centrale ; comme ils sont moins denses, de fines granulations peuvent être observées. La région adjacente à la cavité sous-cuticulaire renferme encore des vacuoles au contenu plus ou moins dense aux électrons et une formation ciliaire très souvent représentée par un centriole. Sous les granules pigmentaires se rencontrent des mitochondries qui ont parfois tendance à se regrouper, de rares gouttelettes lipidiques et en position basale le noyau. Le corps cellulaire se prolonge ensuite vers la couche nerveuse sous-jacente. Le pro-

longement apical qui s'étend dans la cavité sous-cuticulaire est plus développé qu'au stade 3 ; de ses parois latérales émanent des microvillosités tandis que son extrémité apicale se dichotomise. Il renferme des vésicules, des grains de glycogène, des microtubules orientés longitudinalement et des filaments regroupés en faisceau qui s'élèvent du corps cellulaire.

Les cellules sensorielles ont commencé leur différenciation. Le corps cellulaire émet vers la cavité sous-cuticulaire quelques microvillosités apicales (Pl. XXII, fig. b) et un cil rudimentaire. Ce dernier possède une racine ciliaire à la base de laquelle un second centriole peut parfois être observé. Le corps cellulaire renferme dans sa moitié basale un noyau tandis que sa partie apicale contient diverses inclusions cytoplasmiques : ergastoplasme et dictyosomes peu développés, corps multivésiculaires peu abondants.

c - Ştade.5

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

La morphologie de la cellule de soutien varie peu par rapport au stade 4. Situé dans la cavité oculaire, le prolongement apical pourvu de petites microvillosités latérales poursuit son développement (Pl. XXIII, fig. c). Entre les microtubules orientés longitudinalement (Pl. XXIII, fig. d), les filaments groupés en faisceau (Pl. XXIII, fig. d) et les particules de glycogène (Pl. XXIII, fig. g) dispersées dans tout le prolongement, se rencontrent parfois une ou deux mitochondries, quelques canalicules à paroi lisse et quelques vésicules hérissées (Pl. XXIII, fig. e) qu'il est difficile de relier à de l'endo- ou de l'exocytose. De telles vésicules se retrouvent également dans les cellules épidermiques (Pl. XXIII, fig. f). Une augmentation dans le nombre des granules pigmentaires est intervenue dans le corps cellulaire. Dans sa partie apicale s'observent toujours la formation ciliaire (Pl. XXIII, fig. c) et les vacuoles au contenu plus ou moins dense aux électrons ; celles-ci sont toutefois moins fréquentes qu'au stade précédent. Il semble en être de même des corps denses que l'on ne rencontre plus qu'occasionnellement. Entre les granules pigmentaires et la région nucléaire se distinguent les dictyosomes avec leurs petites vésicules, le réseau ergastoplasmique réduit et les mitochondries ; certaines semblent résulter de la fusion de plusieurs d'entre elles.

Si la morphologie générale de la cellule de soutien n'a guère changé, celle de la cellule sensorielle s'est modifiée ; le changement affecte surtout le prolongement apical. Celui-ci qui fait suite au col de la cellule (endroit resserré du corps cellulaire au niveau de la couche pigmentaire) possède maintenant des microvillosités latérales (Pl. XXII, fig. c). Le cil rudimentaire est toutefois toujours présent à l'apex du prolongement ; il se poursuit dans ce dernier par une racine ciliaire. Dans cette extrémité photosensible en différenciation commencent à apparaître des organites cytoplasmiques ; il s'agit de quelques canalicules de réticulum endoplasmique et de mitochondries encore assez rares.

d - Stade 6

L'oeil achève son développement. Les granules pigmentaires ne sont plus uniquement localisés dans la région basale de la cupule. Les prolongements apicaux des cellules rétiniennes se sont considérablement accrus, ne laissant subsister dans la cavité sous-cuticulaire qui correspond maintenant à la cavité oculaire, que quelques espaces libres situés surtout à l'apex des cellules sensorielles (Pl. XXII, fig. e).

Selon le degré de différenciation atteint par l'oeil au moment de la fixation (début de stade 6 ou fin de stade 6), la morphologie des prolongements apicaux des cellules de soutien s'avère différente ; ils sont comparables soit à ceux du stade 5 avec augmentation du nombre des canalicules à paroi lisse, soit à ceux du stade 7. Dans ce dernier cas, la région distale du prolongement est hypertrophiée et renferme de très nombreux canalicules à paroi lisse. Au niveau de la cupule pigmentaire existent toujours une formation ciliaire (Pl. XXIII, fig. b) et des précurseurs des granules pigmentaires (Pl. XXIV, figs b à k). Il arrive que certains granules se développent anormalement (Pl. XXIV, fig. l).

La cellule sensorielle est relativement semblable à celle d'un stade 7. Le prolongement apical dont le nombre des microvillosités est assez élevé, contient dans sa partie centrale quelques mitochondries, des canalicules de réticulum endoplasmique empilés les uns sur les autres et parfois quelques microtubules. La racine ciliaire se prolonge par un cil rudimentaire qui se situe souvent dans les espaces restés libres de la cavité oculaire (Pl. XXII, fig. e). Au niveau du col, lieu de passage à travers la couche pigmentaire, des desmosomes septés (Pl. XXIV, fig. a) réunissent étroitement

Tableau IV - Constitution de l'oeil de stolon aux différents stades de l'organogénèse.

+ : présence ; - : absence ; - + : présence occasionnelle.

	Stade 3	Stade 4	Stade 5	Stade 6	Stade 7
<u>Cavité oculaire</u>					
Prolongements apicaux des cellules sensorielles	- +	+	+	+	+
Prolongements apicaux des cellules de soutien	- +	+	+	+	+
Espaces libres	très vastes	vastes	vastes	moins vastes	rares
<u>Couche pigmentaire</u>					
	presque inexistante	peu importante	en forme de cupule	en forme de cupule	en forme de cupule
<u>Cellule sensorielle</u>					
Prolongement apical	prolongement très réduit	quelques	peu nombreuses	assez nombreuses	très nombreuses
		+	+	+	+
		-	peu	quelques	nombreuses
		-	rares	+	+
Corps cellulaire		-	-	- +	+
		+	+	+	+
		-	-	+	+
		+	+	+	nombreuses
<u>Cellule de soutien</u>					
Prolongement apical		1	1	1	2
		+	+	+	+
		-	-	rares	quelques
Corps cellulaire		+	+	+	-
		+	+	+	+
		+	+	+	+
		-	+	+	+
		+	+	+	+



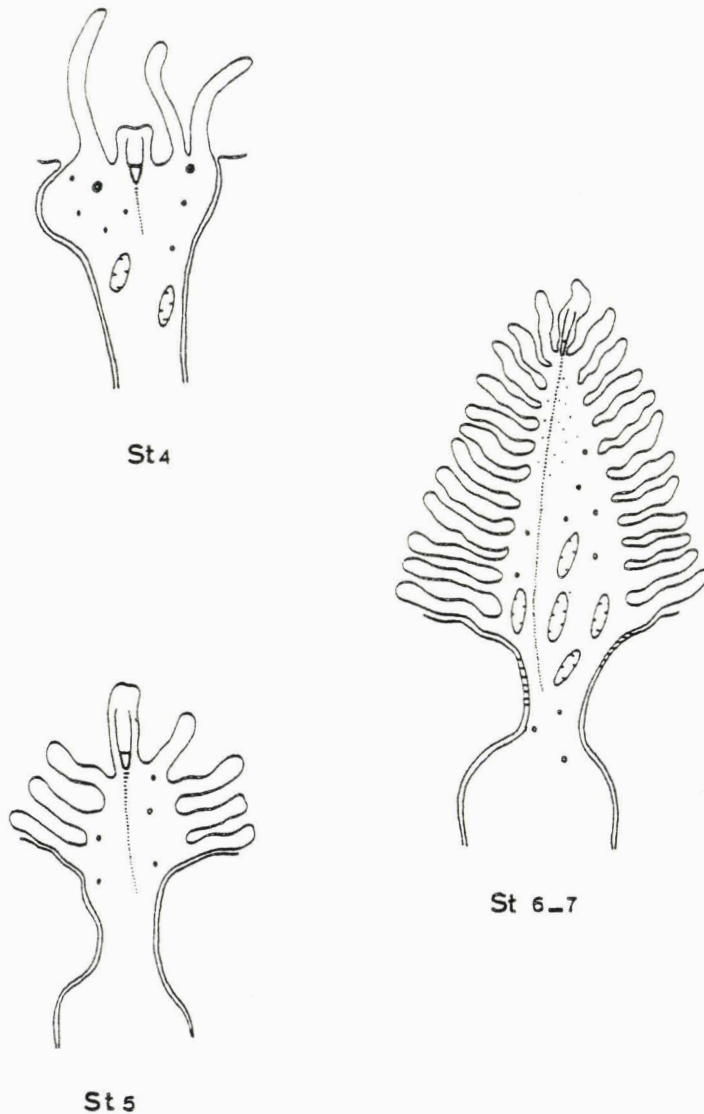


Figure 11 - Développement du prolongement apical de la cellule photoréceptrice.

Stade 4 : Prolongement formé par un cil rudimentaire et quelques microvillosités.

Stade 5 : Augmentation du nombre des microvillosités. Le col et le prolongement apical de la cellule sont différenciés. Le cil rudimentaire, localisé à l'apex du prolongement, se poursuit dans celui-ci par une racine ciliaire.

Stade 6-7 : La différenciation est pour ainsi dire achevée. Le prolongement possède de nombreuses microvillosités latérales, un cil rudimentaire et une racine ciliaire qui se prolonge jusqu'au niveau du col.



la cellule sensorielle aux cellules de soutien adjacentes. Contre les jonctions cellulaires s'étendent des canalicules de réticulum endoplasmique empilés les uns sur les autres ; leurs extrémités sont souvent dilatées (Pl. XXIV, fig. a). Le corps cellulaire renferme de nombreux corps multivésiculaires, quelques gouttelettes lipidiques, des mitochondries et très rarement une ou deux "formations paracrystallines". Trois centrioles orientés perpendiculairement ont été exceptionnellement mis en évidence dans cette partie de la cellule (Pl. XXII, fig. d).

e - Stade 7

A ce stade le stolon est détaché de la souche, la différenciation oculaire est achevée. La description de cet oeil a été donnée dans l'un des paragraphes précédents.

3 - Discussion

a - L'étude du développement de l'oeil de stolon permet de repérer quelques périodes importantes (tableau IV)

En début de stade 3, certaines cellules du bourrelet tégumentaire se dissocient de la cuticule et s'ordonnent autour de la cavité sous-cuticulaire ainsi formée.

Au stade 3, quelques cellules de soutien se caractérisent par la présence de granules pigmentaires. L'origine de ces granules sera envisagée ultérieurement.

Au stade 4, l'oeil est visible à la loupe binoculaire. Le prolongement apical de la cellule de soutien est déjà bien différencié ; il poursuivra son développement jusqu'en début de stade 7.

Au stade 5, l'oeil s'organise. Les prolongements apicaux des cellules sensorielles se sont développés. La cavité sous-cuticulaire remplie en grande partie par les prolongements apicaux des cellules rétiniennes se transforme en cavité oculaire.

Au stade 6, l'oeil achève son développement. Les "formations paracrystallines" n'apparaîtront qu'à la fin de ce stade.

b - L'étude de l'organogenèse de l'oeil de stolon permet d'expliquer le processus de différenciation du prolongement photorécepteur de la cellule sensorielle

Au début du développement, le prolongement photorécepteur ne possède que quelques microvillosités apicales et un cil rudimentaire logé entre ces dernières (Fig. 11). Le nombre des microvillosités augmente rapidement ; plus régulières, elles se placent latéralement sous le cil rudimentaire qui de ce fait se trouve à l'apex de cette extrémité photosensible. Les

moments d'apparition des organites cytoplasmiques (mitochondries, canalicules de réticulum endoplasmique, formations "paracristallines") ont été regroupés dans le tableau IV.

Selon la théorie d'EAKIN (1963, 1965, 1968, 1972), le photorécepteur de type ciliaire se développe à partir d'une évagination ciliaire de la cellule sensorielle et celui de type rhabdomérique directement à partir de la membrane cellulaire, indépendamment d'un cil qui peut ou non être présent ; la cellule sensorielle de *S. amica* appartient donc à la lignée rhabdomérique malgré la présence d'une formation ciliaire, les microvillosités s'élevant de chaque côté du prolongement apical, sous le cil, indépendamment de ce dernier. Ce mode de développement diffère de celui du photorécepteur de type ciliaire (BARNES, 1974) chez lequel le cil se différencie pour produire les membranes photoréceptrices, le corps basal étant toujours placé sous les lamelles présumées photosensibles qui augmentent en nombre, longueur et régularité.

Le processus de différenciation du photorécepteur rhabdomérique muni d'un cil tel qu'il a été observé chez *Syllis amica* avait déjà été décrit chez *Neanthes succinea* (EAKIN et WESTFALL, 1964). Par contre, chez *Macropiperipatus geayi* (EAKIN et WESTFALL, 1965 ; EAKIN, 1966) si les microvillosités se développent toujours de chaque côté du prolongement, le cil s'enfonce progressivement dans la cellule pour devenir rudimentaire et non fonctionnel. L'étude de la différenciation de l'oeil d'*Helix aspersa* (EAKIN et BRANDENBURGER, 1967) montre que les microvillosités s'élèvent aussi par évagination de la membrane cellulaire indépendamment du cil rudimentaire. La présence de ce dernier serait purement accidentelle ; elle serait due au fait que le photorécepteur se forme à partir de l'ectoderme embryonnaire qui est cilié ou à potentialité ciliaire.

En 1963 puis en 1965, EAKIN distingue chez les photorécepteurs deux lignées évolutives : la lignée ciliaire et la lignée rhabdomérique. La première regroupe les Coelentérés, Cténophores, Chaetognathes, Echinodermes, Céphalocordés et Vertébrés, tandis que la seconde est représentée par les Plathelminthes, Rotifères, Mollusques, Annélides, Onychophores et Arthropodes. La distinction n'a toutefois pas de caractère absolu ; des structures ciliaires ont été observées parmi les microvillosités chez les Annélides et les Onychophores. Mais, jusqu'en 1968, le maintien des deux lignées est surtout renforcé par le

fait qu'aucun cil n'avait été signalé au cours des nombreuses observations poursuivies sur les yeux des Arthropodes. Certes, peu d'études avaient été faites sur l'embryon ; à l'exception des travaux de WADDINGTON et PERRY (1960) et ceux d'EGUCHI, NAKA et KUWABARA (1962) réalisés respectivement chez *Drosophila melanogaster* et *Bombyx mori*. Ce n'est qu'en 1969 que SUCH observe pour la première fois chez un Arthropode, au cours du développement embryonnaire de l'oeil de *Carausius morosus*, la présence d'ébauches ciliaires. Depuis cette date, des formations ciliaires ont été retrouvées dans la cellule photoréceptrice de divers Arthropodes. En 1974, WACHMANN et HENNIG notent chez l'Hyménoptère *Megachile rotundata* la présence, assez loin du rhabdome, de deux centrioles ; aucune relation entre ces derniers et les microvillosités en développement n'a été observée. En 1975, HOME décrit au cours de l'organogenèse oculaire de *Coccinella septempunctata* la présence d'une formation ciliaire (deux centrioles et une racine ciliaire) ; le centriole distal devient le corps basal d'un bourgeon ciliaire "transitoire" dont la formation précède la différenciation du rhabdomère. Pour cet auteur (1972), la position des structures ciliaires semblerait exclure le photorécepteur de la lignée ciliaire d'EAKIN mais il est possible qu'elles soient impliquées dans l'élaboration du rhabdomère. Pour SUCH (1978), qui a retrouvé des éléments ciliaires au cours du développement de l'oeil de *Carausius*, la nature apicale de l'accroissement que subit la surface de toute cellule photoréceptrice paraît fondamentale, que la poussée ciliaire soit très importante ou rudimentaire. Par contre, JUBERTHIE et MUNOZ-CUEVAS (1973) et MUNOZ-CUEVAS (1975 a) ont mis en évidence chez l'embryon d'*Ischyropsalis luteipes* (Opilion), un diplosome dont un des centrioles est en relation par ses microtubules ciliaires avec l'une des microvillosités rhabdomériques en formation. En 1975, MUNOZ-CUEVAS propose un modèle ciliaire pour le développement de la cellule visuelle de cet Opilion.

On peut donc se demander s'il est possible de maintenir la distinction entre les deux lignées, ciliaire et rhabdomérique, telles qu'elles ont été présentées par EAKIN (1963, 1965, 1968). En 1976, VANFLETEREN et COOMANS suggèrent que l'organe photorécepteur est initié dans les deux cas par une formation ciliaire. Après une phase d'induction, elle se réduit ou au contraire se développe ; dans le premier cas le photorécepteur est de type rhabdomérique, dans le second, de type ciliaire. Par contre, pour SALVINI-PLAWEN et MAYR (1977), les photorécepteurs sont issus indépendamment d'au moins 40 si ce n'est 65 ou plus lignées phylogénétiques différentes. Il dérivent soit de cellules épidermiques ciliées, soit de cellules de nature ganglionnaire. Ces auteurs distinguent quatre types de cellules sensorielles.

Aux types ciliaire et rhabdomérique d'EAKIN ils ajoutent le type "unpleated" et le type "diverticular" ; les trois premiers étant d'origine épidermique, le dernier de nature ganglionnaire. D'autre part ces auteurs pensent qu'il n'existe aucune corrélation entre les types de photorécepteurs et les lignées phylogénétiques.

Ces différentes théories étant exposées, on peut se demander si la présence du cil rudimentaire dans la cellule sensorielle des *Syllidae* est accidentelle ou bien si elle est due au fait que ce dernier a subsisté après la phase d'induction. Pour EAKIN *et al.* (1977) et EAKIN (1979), la présence accidentelle de la structure ciliaire s'explique par le fait que les photorécepteurs proviennent de cellules ectodermiques ciliées ; ce mode de formation pourrait s'appliquer aux Syllidiens. En effet, dès les premiers stades de l'organogenèse de l'oeil de stolon de *S. amica*, des formations ciliaires généralement représentées par deux centrioles s'observent aussi bien dans les cellules non différenciées, adjacentes à la cavité sous-cuticulaire, que dans les cellules en cours de différenciation, sensorielles ou de soutien. De plus, à un stade plus tardif du développement, il arrive qu'une formation ciliaire se rencontre dans le prolongement apical de la cellule de soutien.

Cependant les structures ciliaires résultent peut-être d'une phase d'induction comme le suggèrent VANFLETEREN et COOMANS (1976). Chez *S. amica*, le premier stade observé lors de la différenciation du prolongement apical de la cellule sensorielle met en évidence la présence de microtubules ciliaires dans une microvillosité moins longue mais plus épaisse que ses voisines. Cette configuration s'identifie assez bien à la seconde phase d'induction ciliaire décrite chez *Ischyropsalis luteipes* (MUNOZ-CUEVAS, 1975 b). Mais chez cet Opilion, les microtubules ciliaires se dépolymérisent au bout de 48 heures alors que chez *S. amica* le cil rudimentaire persiste durant tout le développement du prolongement apical : il est généralement situé à l'apex de ce dernier. Nous n'avons pas retrouvé jusqu'à présent un stade plus précoce qui correspondrait à la première phase d'induction ciliaire telle qu'elle a été représentée par MUNOZ-CUEVAS (1975 b) : absence de microtubules ciliaires et microvillosités. Par contre, nous avons pu observer un cil rudimentaire non accompagné de microvillosités ; ceci correspond peut-être à un stade intermédiaire.

Actuellement nous ne pouvons donc pas rejeter la possibilité d'une induction ciliaire mais comme le signale EAKIN (1979), le fait que ces structures soient présentes dans de nombreux types cellulaires doit nécessairement être pris en considération lorsque l'on tire des conclusions sur la signification des cils trouvés en association avec les rhabdomères.

c - Présence de microtubules et de microfilaments au cours de l'organogénèse de l'oeil de stolon

Chez *S. amica*, la lentille de type cellulaire est formée par la partie distale des prolongements apicaux des cellules de soutien. Encore peu développés au stade 3, ceux-ci s'allongent puis s'hypertrophient à partir du stade 6. Les microtubules orientés dans le sens longitudinal sont présents dès les premiers stades de la différenciation ; par contre, les canalicules à paroi lisse qui remplissent en très grande partie le prolongement totalement différencié, se rencontrent encore assez rarement au stade 5. Les microtubules semblent parfois associés à des filaments.

Les prolongements qui se différencient au cours du développement de la lentille chez les Céphalopodes (ARNOLD, 1966 b, 1967) rappellent un peu ceux décrits chez *Syllis*. Des microvillosités en émanent latéralement ; ils renferment de nombreux microtubules et des vésicules. Il faut toutefois signaler que ces prolongements proviennent non pas des cellules rétiniennes mais des cellules cornéennes et qu'ils se réunissent pour former une lentille "primordiale" qui élabore la lentille définitive, corps dense sécrété.

Les microtubules retiendront plus longtemps notre attention. Ces structures ubiquistes ont été décrites chez la plupart des cellules des Eucaryotes (PORTER, 1966 ; DUSTIN, 1972, 1978). Les nombreux travaux réalisés sur ces éléments cellulaires ont montré qu'ils interviennent dans des phénomènes très divers comme la mitose, les mouvements de particules intracytoplasmiques, la morphogénèse cellulaire. En effet, les cellules en développement qui subissent des changements de forme renferment souvent des rangées ordonnées de microtubules. BYERS et PORTER (1964) notent la présence de microtubules orientés longitudinalement au cours du développement de la lentille de l'oeil du poussin. Ces auteurs suggèrent une relation entre la formation des microtubules et l'allongement de la cellule et pensent que ces structures peuvent être d'une grande importance dans le développement et le maintien de la forme de la cellule. Depuis, des microtubules orientés dans le sens de la longueur ont été décrits dans les cellules qui subissent un

allongement ou dans les prolongements cellulaires (pour références bibliographiques cf. introduction *in* PIATIGORSKY, 1975).

Au cours du développement de l'organe visuel, ces structures ont été observées chez la *Drosophile* (PERRY, 1968) et chez les Céphalopodes (ARNOLD, 1966 a, 1966 b, 1967). Chez la *Drosophile* on assiste, dans les cellules rétiniennes, à un accroissement de leur nombre avant la phase d'allongement puis à une disparition progressive au cours du grandissement subséquent. Dans ce type de cellule ils sont alignés dans le sens de l'allongement, près de la zone de différenciation du rhabdomère. A un stade plus tardif du développement ils se rencontrent dans les cellules en cône dans le sens de la contraction cellulaire ; par contre, les cellules pigmentaires en renferment peu. Les microtubules semblent être impliqués dans le contrôle de la migration du cytoplasme ; ils confèrent probablement une certaine rigidité à une région sujette à un considérable accroissement avec la différenciation des microvillosités. Chez les Céphalopodes les microtubules se localisent par contre dans les prolongements apicaux des cellules cornéennes. Ils interviennent dans l'élongation de la cellule et le transport de matériel.

Au cours du développement de l'oeil de *S. amica*, ces structures se rencontrent essentiellement dans les prolongements apicaux des cellules de soutien ; celles-ci, orientées dans le sens longitudinal, sont associées à des filaments. Les microtubules interviennent certainement dans le développement de la forme de la cellule. Mais avant de confirmer une telle fonction il faudra envisager l'action de la colchicine ou celle d'autres substances telle la vinblastine qui altèrent les microtubules et empêchent dans ce cas l'allongement. En ce qui concerne le maintien de la forme de la cellule, il est difficile de dire s'il est dû aux microtubules ou à d'autres structures cytoplasmiques tels les filaments. Chez *S. amica* il est intéressant de noter que les prolongements apicaux des cellules de soutien de l'oeil de souche contiennent peu de microtubules ; par contre ils renferment de nombreux filaments généralement regroupés en faisceau. Ces éléments cytoplasmiques pourraient donc intervenir en tant qu'éléments cytosquelettiques à moins que ces filaments soient doués de propriétés contractiles. Il faudra toutefois avant d'opter pour l'une de ces fonctions étudier l'action de la cytochalasine B qui détruit spécifiquement les filaments contractiles sans altérer les microtubules.

En conclusion, il existe des relations étroites entre les microtubules et la morphogénèse. Cependant il est difficile de savoir si ces structures sont des éléments cytosquelettiques ou si ce sont des organites actifs impliqués dans la déformation de la cellule. D'autre part, les microtubules sont souvent étroitement associés à des filaments d'où la difficulté de démontrer la part de l'un et de l'autre dans les mouvements cellulaires.

d - L'étude de l'organogénèse de l'oeil de stolon permet d'envisager le mode de différenciation des granules pigmentaires

L'origine cellulaire de la mélanine a fait l'objet de nombreux travaux. Plusieurs théories ont été émises. Pour certains auteurs, elle provient du noyau (MEIROWSKI et Coll., 1951 ; LERCHE et WULLE, 1967), pour d'autres des mitochondries (DU BUY et Coll., 1949 ; WOODS et Coll., 1949), pour d'autres encore de l'appareil de Golgi (DALTON, 1959 ; BARNICOT et Coll., 1955 ; BIRBECK et Coll., 1956 ; BARNICOT et Coll., 1958 ; BIRBECK et Coll., 1959 ; WELLINGS et SIEGEL, 1959 ; SELJI et Coll., 1961 ; MISHIMA et Coll., 1962 ; BIRBECK, 1963 ; SELJI et IWASHITA, 1963 ; FITZPATRICK et Coll., 1967). Dans ce cas la biosynthèse de la mélanine a lieu de la façon suivante (SPITZNAS, 1971 ; VERNET, 1972, 1974) : le réticulum endoplasmique rugueux synthétise des polypeptides qui passent dans les saccules de l'appareil de Golgi où ils sont condensés en molécules de protyrosinase. A ce moment, les réactions de détection de la tyrosinase sont négatives, car d'après SELJI et Coll. (1963 a et b), les molécules d'enzymes ne sont pas encore fonctionnelles. Les vésicules à protyrosinase se détachent du Golgi, fusionnent entre elles pour former des prémélanosomes non mélanisés, tyrosinase-négatifs. La synthèse de mélanine commence alors sur les chaînes de tyrosinase transformant les prémélanosomes en mélanosomes tyrosinase-positifs. Elle se poursuit jusqu'à ce que le mélanosome soit rempli de mélanine ; à ce moment on obtient un granule de mélanine tyrosinase-négatif.

La théorie de l'origine golgienne des mélanines a commencé à être mise en doute lorsqu'une activité tyrosinasique a été trouvée au niveau du complexe appareil de Golgi-réticulum endoplasmique lisse (NOVIKOFF et Coll., 1968) et lorsqu'une continuité membranaire a été observée entre le réticulum endoplasmique lisse et les prémélanosomes (MAUL, 1969). C'est pourquoi il a été postulé que les prémélanosomes se développent à partir de dilations du réticulum endoplasmique lisse. MOYER (1961) fut le premier à penser à cette origine. NOVIKOFF et Coll. (1968) suggèrent que les prémélanosomes s'élèvent de cisternes dilatées du réticulum endoplasmique lisse, celui-ci étant

relié au complexe golgien. Pour MAUL (1969) les prémélanosomes se développent à l'intérieur du réticulum endoplasmique lisse qui est connecté avec l'appareil de Golgi. STANKA et Coll. (1969) et STANKA (1971) croient que les prémélanosomes avec leurs structures filamenteuses internes dérivent de vastes cisternes du réticulum endoplasmique rugueux ; ces structures recevant leur activité tyrosinase de "coated" vésicules d'origine golgienne. MAUL et BRUMBAUCH (1971) pensent aussi que les "coated" vésicules originaires du complexe golgien transportent la tyrosinase aux prémélanosomes. De même pour IDE (1972) le site d'origine des prémélanosomes n'est pas les vésicules golgiennes, mais le réticulum endoplasmique lisse connecté avec le réticulum endoplasmique rugueux ; la tyrosinase est transportée aux prémélanosomes par des vésicules contenant une activité tyrosinase d'origine golgienne. Une origine similaire est signalée par MISHIMA et Coll. (1978).

Durant l'organogénèse de l'oeil de stolon de *S. amica*, les petites vésicules situées à proximité des dictyosomes rappellent les vésicules à protyrosinase observées par VERNET (1974). Celles-ci tendraient à démontrer l'origine golgienne des granules pigmentaires. Mais dans le corps cellulaire de la cellule de soutien certains organites parfois arrondis, dont la matrice apparaît comme une fine trame filamenteuse, semblent correspondre à des prémélanosomes (STANKA, 1971). On note également la présence de réticulum endoplasmique lisse dilaté en continuité avec du réticulum endoplasmique rugueux, et celle de "coated" vésicules au voisinage de l'appareil de Golgi. Chez *S. amica*, les prémélanosomes ne seraient donc pas d'origine golgienne : ils dériveraient du réticulum endoplasmique. Pour savoir comment la tyrosinase s'associe aux prémélanosomes, il faudra dans un avenir proche démontrer histochimiquement son activité en utilisant la dihydroxyphénylalanine (DOPA).

B - *Autolytus pictus*

L'examen de l'oeil de souche et de stolon parvenu à maturité sexuelle de *Syllis amica* et d'*Autolytus pictus* a permis de mettre en évidence une similitude dans la constitution du prolongement photorécepteur de la cellule sensorielle et une différence dans la structure de la lentille.

L'étude de la différenciation de l'oeil de stolon chez *S. amica* a par ailleurs élucidé le mode de formation des cellules sensorielles et de soutien ; les prolongements apicaux de ces dernières donnant naissance à une lentille de type "cellulaire".

L'étude de l'organogenèse de l'oeil de stolon d'*A. pictus* s'impose donc afin de savoir, si deux structures morphologiquement identiques ; en l'occurrence les prolongements apicaux des cellules sensorielles, se différencient de la même manière. Il importe d'autre part de connaître l'origine de la lentille qui, chez cette espèce, se présente sous la forme d'un produit de sécrétion.

1 - Définition des divers stades de la différenciation oculaire

La différenciation de l'oeil, corrélative de la céphalisation du 14e segment, peut se diviser en six stades (VERGER-BOCQUET, 1977).

Stade 1 : Apparition des antennes. Les yeux sont invisibles à la loupe bino-
culaire.

Stade 2 : Deux yeux sont visibles.

Stade 3 : Les quatre yeux sont présents mais peu développés.

Stade 4 : Les quatre yeux sont bien développés mais le stolon n'est pas déta-
ché de la souche.

Stade 5 : Le stolon est détaché de la souche bien que les soies natatoires ne
soient pas encore apparues. Ce stade correspond à la libération du
stolon alors que la maturation de ce dernier n'est pas totalement
achevée.

Stade 6 : Les yeux sont très développés ; le stolon est détaché de la souche ;
les soies natatoires sont présentes. A ce stade a lieu la dissémina-
tion des produits génitaux.

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

En raison des difficultés de localisation des premières
ébauches oculaires, notre étude ne commence qu'aux stades 2 ou 3, lorsque
les premiers granules pigmentaires sont présents. Les différentes cellules
donnant naissance à l'organe visuel peuvent ainsi se discerner des nombreuses
autres qui forment le bourrelet tégumentaire. L'activité phosphatasique acide
a été recherchée sur un stade 2 ; par contre l'étude de la différenciation des
cellules sensorielles et de soutien a débuté au stade 3 (yeux encore peu déve-
loppés).

a - Stage 3

Les trois parties de l'oeil sont présentes (Pl. XXV, fig. a). La couche pigmentaire peu développée, n'entoure pas encore la cavité oculaire ; elle ne se localise que dans la région basale. Les deux types cellulaires (cellule sensorielle et cellule de soutien) sont différenciés. Le cytoplasme de la cellule sensorielle paraît moins dense que celui de la cellule de soutien. Par contre, aucune différence n'est visible au niveau de leurs noyaux. De contours réguliers, ils sont tous pourvus d'un nucléole volumineux, central ou excentré, et renferment quelques amas de chromatine.

Les cellules sensorielles ont commencé leur différenciation. Peu développées, elles alternent avec les cellules de soutien. Parmi les inclusions cytoplasmiques on peut noter la présence de mitochondries, de lysosomes et de quelques particules de glycogène. Aucun granule pigmentaire ne s'y observe. Sa partie apicale émet vers la cavité oculaire un prolongement composé de quelques microvillosités. Parmi elles se rencontre un cil rudimentaire (Pl. XXV, fig. h) qui se poursuit basalement par une racine ciliaire.

La cellule de soutien individualise deux parties : le prolongement apical et le corps cellulaire. Ce dernier, logé dans la couche rétinienne et la couche pigmentaire, renferme diverses inclusions cytoplasmiques. Quelques cellules présentent des cisternes ergastoplasmiques alignées longitudinalement (Pl. XXV, fig. c). Dans la région plus apicale se distinguent des granules pigmentaires, des mitochondries plus ou moins juxtaposées et un dictyosome émettant quelques vésicules golgiennes dont certaines renferment une substance dense aux électrons. S'y rencontrent également : des lysosomes, des vacuoles autolytiques et des corps résiduels (Pl. XXV, figs c et d). Ces structures, entourées d'une membrane unitaire, contiennent divers éléments cytoplasmiques ; ce sont essentiellement des vésicules et des résidus membranaires (Pl. XXV, fig. d). La recherche de l'activité phosphatasique acide donne un résultat positif au niveau des saccules golgiens et des vésicules associées à cet appareil (Pl. XXV, fig. e). Des précipités de plomb plus ou moins importants sont également visibles au sein des vacuoles autolytiques (Pl. XXV, figs f et g). Une formation ciliaire représentée par deux centrioles orientés perpendiculairement (Pl. XXV, fig. b) s'observe à l'apex du corps cellulaire

qui se poursuit dans la cavité oculaire par le prolongement apical. Ce dernier, encore peu allongé, renferme des filaments orientés dans le sens longitudinal et entre en contact avec la lentille.

Celle-ci s'étend dans une cavité creusée au niveau des cellules épidermiques. En relation avec la cuticule, elle présente des zones de densités différentes. Une masse centrale, dense aux électrons, ainsi que quelques amas globulaires périphériques sont incorporés dans une substance moins dense (Pl. XXV, fig. a).

b - Ştađe.4

A ce stade, la couche pigmentaire entoure presque en totalité la cavité oculaire (Pl. XXVI, fig. a). Dans cette dernière, les prolongements apicaux des cellules sensorielles se sont développés. Le volume de la lentille s'est également accru ; la partie centrale reste néanmoins plus dense aux électrons que la zone périphérique dans laquelle se rencontrent aussi des îlots de substance plus dense. La lentille est toujours en relation avec la cuticule.

Le prolongement apical de la cellule sensorielle n'est pas encore comparable à celui d'un oeil totalement différencié ; il émet néanmoins un certain nombre de microvillosités latérales (Pl. XXVI, fig. f). Un cil rudimentaire s'observe parmi l'une des plus apicales ; il se poursuit par une racine ciliaire déjà présente au stade précédent. Au sein du prolongement des canalicules de réticulum endoplasmique lisse sont orientés dans le sens longitudinal. Par contre, les granules pigmentaires ne s'y rencontrent pas encore ; ils commencent seulement à être visibles au niveau du col et du corps cellulaire parmi les mitochondries, l'appareil de Golgi, les amas de glycogène et les structures lytiques.

La cellule de soutien, longue, renferme en position basale un noyau allongé aux contours réguliers. Le nucléole est central ou excentré et les amas de chromatine sont répartis le long de l'enveloppe nucléaire ou dans la partie interne du noyau (Pl. XXVI, fig. b). De cette région à la couche pigmentaire, s'étend un vaste réseau de cisternes ergastoplasmiques orientées dans le sens longitudinal (Pl. XXVI, fig. b), dans lesquelles se rencontrent quelques granules denses aux électrons (Pl. XXVI, fig. d). Des mitochondries s'intercalent entre les cisternes (Pl. XXVI, fig. b). Celles-ci remontent jusqu'à la région golgienne où, si une relation de continuité entre cisternes ergastoplasmiques et saccules golgiens n'a pu être mise en évidence, une relation de voisinage a souvent été aperçue (Pl. XXVI, fig. c). La cellule contient de nombreux dictyosomes. Le nombre de leurs saccules est peu

élevé. Il est rarement supérieur à cinq. Ces éléments cellulaires placés très près l'un de l'autre ont tendance à se disposer selon un cercle formant ainsi une zone centrale où se concentrent de nombreuses vésicules golgiennes au contenu dense aux électrons (Pl. XXVI, fig. c). Lorsque le dictyosome est seul, il arrive que ces saccules s'enroulent sur eux-même. Au niveau de la couche pigmentaire s'observent encore des structures lytiques (lysosomes, petites vacuoles autolytiques contenant des débris de structures cellulaires et corps résiduels (Pl. XXVI, fig. g). Au corps cellulaire fait suite le prolongement apical qui, à ce stade, est encore large et court (Pl. XXVI, fig. e). Il renferme de petites vésicules au contenu dense aux électrons ainsi qu'un faisceau de filaments s'élevant du corps cellulaire. Parfois on observe la présence d'importantes masses denses dont l'aspect s'identifie à celui de la lentille. Le prolongement pénètre superficiellement dans cette dernière grâce à ses petites microvillosités situées à l'apex (Pl. XXVI, fig. e).

c - Stade 5

Bien que le stolon se soit détaché de la souche, la différenciation de l'oeil et de la lentille en particulier, n'est pas achevée. En coupe tangentielle, cette dernière paraît constituée par un agglomérat de masses globuleuses denses aux électrons (Pl. XXVII, fig. a). De plus, en coupe médiane, elle ne présente pas les deux régions distale et proximale, séparées par une constriction, présentes dans l'oeil de stolon mature (Pl. XXVII, fig. b).

La cellule sensorielle achève son développement. Le prolongement apical, muni de ses nombreuses microvillosités latérales et apicales, est bien différencié (Pl. XXVII, fig. c). La formation ciliaire est toujours présente, le cil rudimentaire se situant à l'apex du prolongement. Les granules pigmentaires et les canalicules de réticulum endoplasmique sont mieux représentés qu'au stade précédent. La région basale du corps cellulaire renferme également quelques gouttelettes lipidiques et du glycogène (Pl. XXVII, fig. e) ; les dictyosomes ont un aspect normal (Pl. XXVII, fig. g).

Une modification est intervenue dans la morphologie du prolongement apical de la cellule de soutien ; il s'est aminci et allongé (Pl. XXVII, fig. d) et contient un nombre élevé

de vésicules denses aux électrons. Certaines d'entre-elles semblent fusionner (Pl. XXVII, fig. f). Par contre, peu de changements sont intervenus au niveau du corps cellulaire. Il renferme toujours un vaste réseau de cisternes ergastoplasmiques (Pl. XXVII, fig. e) avec des granules intracisternaux, un ou plusieurs dictyosomes actifs et des structures lytiques (Pl. XXVII, fig. k). Des précurseurs des granules pigmentaires s'y distinguent également. Ce sont soit de petites vésicules de réticulum endoplasmique dans lesquelles se rencontrent une petite masse de pigment dense (Pl. XXVII, figs i et j), soit des granules d'aspect très finement granulaire (Pl. XXVII, fig. h).

3 - Discussion

a - Différenciation du prolongement apical de la cellule sensorielle

Le mode de formation du prolongement apical s'identifie parfaitement à celui qui a été décrit chez *S. amica* (BOCQUET et DHAINAUT-COURTOIS, 1973 b). La figure 11 peut très bien être utilisée dans le cas d'*A. pictus*. Il ne faut cependant pas oublier que la cellule sensorielle d'*A. pictus* renferme des granules pigmentaires tandis que celle de *S. amica* en est dépourvue.

D'autre part, il est intéressant de signaler que chez *A. pictus*, des canalicules de réticulum endoplasmique lisse se différencient assez rapidement au sein de ce prolongement.

b - Les lysosomes

Ces structures dont la taille, la forme et le contenu sont très hétérogènes renferment toutes de la phosphatase acide, enzyme la plus classiquement mise en évidence par les méthodes cytochimiques. Différents types structuraux ont cependant été mis en évidence (cf. introduction in HOURDRY, 1968, 1974).

Du stade 2 au stade 5 de la différenciation de l'organe photorécepteur (le stade 1 n'a pas été étudié) se rencontrent les trois catégories de lysosomes définies par DE DUVE et WATTIAUX (1966) : les lysosomes primaires, les lysosomes secondaires ou vacuoles autolytiques et les corps résiduels. La présence de telles structures n'a rien d'exceptionnel ; il n'est pas rare en effet de trouver des vacuoles autolytiques au cours des processus de différenciation cellulaire. CLARK en 1957 avait déjà signalé chez les Vertébrés, une augmentation de l'activité autophagique dans les cellules embryonnaires du rein de souris. Par la suite MOE et BEHNKE (1962) et MOE et Coll., (1965) ont noté la présence de telles structures dans les cellules intestinale

de très jeunes rats. Dernièrement, DUBOIS et Coll. (1976) en ont décrits au cours de la différenciation des cellules antéhypophysaires chez le foetus humain. Les vacuoles autolytiques se rencontrent également à différents stades de la métamorphose des Insectes (BEAULATON, 1967). Il semblerait donc, comme l'ont déjà fait remarquer HRUBAN et Coll. (1963), que ces structures interviennent dans les processus morphogénétiques et dans la différenciation cellulaire. Chez *A. pictus*, elles permettraient un passage lent de la cellule ectodermique aux cellules sensorielles et de soutien, grâce à une lyse modérée de certains constituants cellulaires. De telles formations n'ont, par contre, été que rarement observées lors de la différenciation de l'oeil de stolon de *S. amica*.

c - Origine de la lentille

Comme nous l'avions signalé lors de l'étude de l'oeil de souche et de stolon d'*A. pictus* (BOCQUET, 1976), la lentille résultant d'un produit de sécrétion ne représente pas une exception chez les Polychètes. Une telle lentille a, en effet, été décrite chez les *Sabellidae* (KERNEIS, 1968, 1971, 1975), chez un *Alcyonidae* (HERMANS et EAKIN, 1974) et chez un *Phyllodocidae* (WHITTLE et GOLDING, 1974). Toutefois, ces lentilles secrétées diffèrent souvent les unes des autres, par leur structure ou leur origine (KERNEIS, 1975).

Il convient maintenant de s'attarder sur la distinction faite parfois entre "humeur" et lentille dans les organes oculaires de certains Invertébrés. Celle-ci a été observée dans l'oeil d'un péripate (EAKIN et WESTFALL, 1965), dans celui d'un nudibranche (EAKIN et Coll., 1967) et enfin dans l'oeil de l'escargot *Helix aspersa* (EAKIN et BRANDENBURGER, 1967), chez l'embryon duquel la différence entre lentille et "humeur" est indubitable. On peut donc se demander si chez *A. pictus* il n'existerait pas ces deux constituants, "l'humeur" s'identifiant plus facilement sur les stades précoces du développement. En effet, dans l'exposé des résultats nous avons signalé l'hétérogénéité de la lentille au stade 3. Celle-ci comprenait alors un noyau central et quelques masses globulaires denses aux électrons, incorporées dans un amas un peu moins dense. Par analogie avec ce qui a été décrit chez *Helix*, la masse peu dense aux électrons pourrait être identifiée à "l'humeur" qui au cours du développement régressera pour laisser place à la lentille après avoir contribué à sa formation.

L'étude du développement de l'oeil révèle l'origine de la lentille. Cette dernière semble provenir d'une synthèse ergastoplasmique qui transite par l'appareil de Golgi et est ensuite relâchée sous forme de vésicules golgiennes. Celles-ci migrent vers le prolongement apical et le traversent avant de se condenser avec le matériel lenticulaire déjà formé. Il s'avère en effet que la cellule de soutien présente une intense activité qui se traduit par le développement du réseau ergastoplasmique avec granules intracisternaux et de l'appareil de Golgi émettant de nombreuses vésicules. Cette activité sécrétrice de la cellule de soutien qui se poursuit jusqu'à un stade très tardif de la différenciation, c'est-à-dire jusqu'à la mise en place des deux parties de la lentille, ne se manifeste qu'à partir du stade 4. Ainsi se pose le problème de l'origine de "l'humeur" et de la lentille que l'on rencontre aux stades précoces du développement. Par analogie avec ce qui s'observe chez *Helix aspersa* (EAKIN et BRANDENBURGER, 1967), il est probable que les futures cellules sensorielles, de soutien et cornéennes élaborent ce matériel initial.

Si l'on compare l'organogenèse oculaire chez *S. amica* et *A. pictus*, il est surprenant de voir que, chez ces deux espèces, la cellule de soutien évolue différemment ; caractérisée par une sécrétion intense à l'origine de la formation d'une lentille proprement dite chez *A. pictus*, c'est par la différenciation d'un prolongement apical complexe qu'elle est à l'origine d'une lentille de type "cellulaire" chez *S. amica*.

RESUME

- 1) Chez les *Syllidae*, l'oeil formé secondairement durant la céphalisation du stolon est toujours plus développé que l'oeil de souche qui apparaît lors de l'ontogenèse.
- 2) Il existe généralement une grande analogie dans la structure fondamentale des yeux de souche et de stolon. Des "formations paracristallines", ainsi dénommées par analogie avec les figures décrites par BASSOT (1966), se rencontrent dans les cellules sensorielles des yeux de stolon des *Syllinae*.

3) Les observations relatives au développement de l'organe photorécepteur des stolons de *S. amica* et *A. pictus* nous ont permis de suivre l'évolution morphologique des différents types cellulaires.

4) L'étude de l'organogenèse oculaire soulève le problème du rôle de la formation ciliaire présente dès les premiers stades du développement du prolongement apical de la cellule sensorielle. Elle nous a permis d'élucider le mode de formation des granules pigmentaires et d'entrevoir l'existence d'une étroite relation entre les microtubules et la morphogenèse.

Toutefois, il ne faut pas oublier que l'organogenèse oculaire a lieu au cours de la différenciation et de la maturation des produits génitaux, alors que dans certains cas de régénération, elle peut intervenir sur des individus en repos sexuel.

CHAPITRE III

ÉTUDE DE LA RÉGÉNÉRATION DES ORGANES PHOTORÉCEPTEURS

Chez les Syllidiens, deux modalités sont à l'origine de la différenciation d'organes photorécepteurs sur des individus adultes : la régénération et la stolonisation. Lors de cette dernière, l'organogenèse oculaire se produit alors que les individus sont dans un état physiologique particulier (sexualisation). Par contre lors de la régénération, celle-ci peut intervenir soit sur des individus au repos sexuel, soit sur des individus qui entrent en sexualisation, soit encore sur des stolons (partie postérieure de l'animal qui est entrée en sexualisation). Une partie de nos recherches dans ce domaine a été publiée (VERGER-BOCQUET, 1979a). Pour permettre une meilleure compréhension nous préférons néanmoins reprendre l'ensemble des résultats.

I - ETUDE DE LA MORPHOLOGIE DE LA TÊTE RÉGÉNÉRÉE SELON LE NIVEAU ANTERO-POSTÉRIEUR DE L'AMPUTATION

Chez *S. amica* une amputation transversale du corps, pratiquée au niveau d'un intersegment, à différents niveaux de l'individu, est suivie de la régénération d'une tête. Un stolon de stade 3 ou de stade 5 privé de sa région céphalique est également capable de régénérer cette partie. L'étude de la régénération céphalique a donc été envisagée dans les cinq cas définis dans la figure 12.

A - Résultats

1 - Individus au repos sexuel au moment de l'amputation

a - Amputation des cinq premiers métamères (Tableau V).

Dans ce cas, la régénération intervient sur des individus qui restent au repos sexuel ; la section étant antérieure au proventricule, centre inhibiteur de la stolonisation. La tête régénérée ressemble fortement à la tête de souche qui a été sectionnée (Fig. 13 et Pl. XXVIII, fig. a). Elle possède deux palpes, une antenne médiane et deux latérales et quatre yeux non hypertrophiés. En général les yeux antérieurs sont un peu plus développés que les postérieurs. On assiste également à la régénération des cirres tentaculaires et de quelques segments sétigères (six au plus).

b - Amputation au milieu de l'individu (Tableau V)

Dans ce cas la régénération se produit sur des individus qui entrent en sexualisation du fait de la suppression du proventricule au moment de l'amputation. Dès le début de leur différenciation, le volume des yeux s'accroît. En fin d'évolution, la tête régénérée (Fig. 13 et Pl. XXVIII, figs d et g) se différencie de la précédente surtout par l'hypertrophie

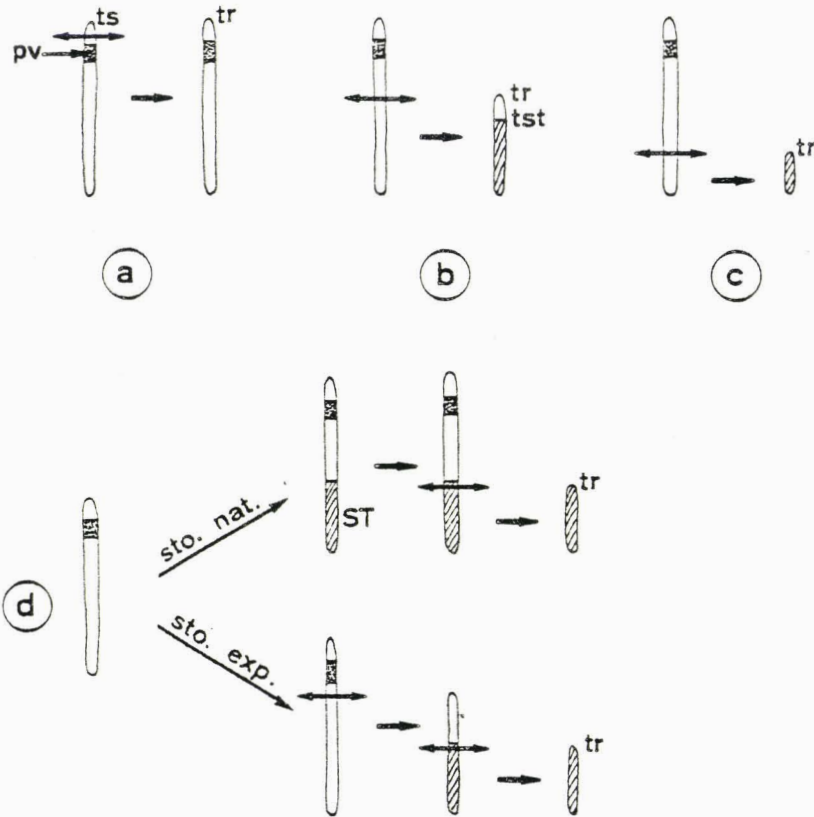


Figure 12 - Représentation schématique des différents cas envisagés lors de l'étude de la tête régénérée chez *S. amica*

Figures a à c - Individus au repos sexuel au moment de l'amputation.

Figure a - Amputation des cinq premiers métamères. La tête régénérée est de type souche (Fig. 13a).

Figure b - Amputation au milieu de l'individu. On assiste à la régénération d'une tête de type souche (Fig. 13b) et à la différenciation d'une tête de stolon (tst).

Figure c - Amputation des métamères antérieurs aux 30 derniers. La morphologie de la tête régénérée rappelle celle d'une tête de type souche (Fig. 13c).

Figure d - Amputation de la région céphalique chez des stolons (ST) de stade 3 ou 5 obtenus soit naturellement (sto. nat.), soit expérimentalement (sto. exp.). La tête régénérée est de type stolon (fig. 13d).

pv : proventricule ; ST : stolon ; tr : tête régénérée ; ts : tête de souche ; tst : tête de stolon.

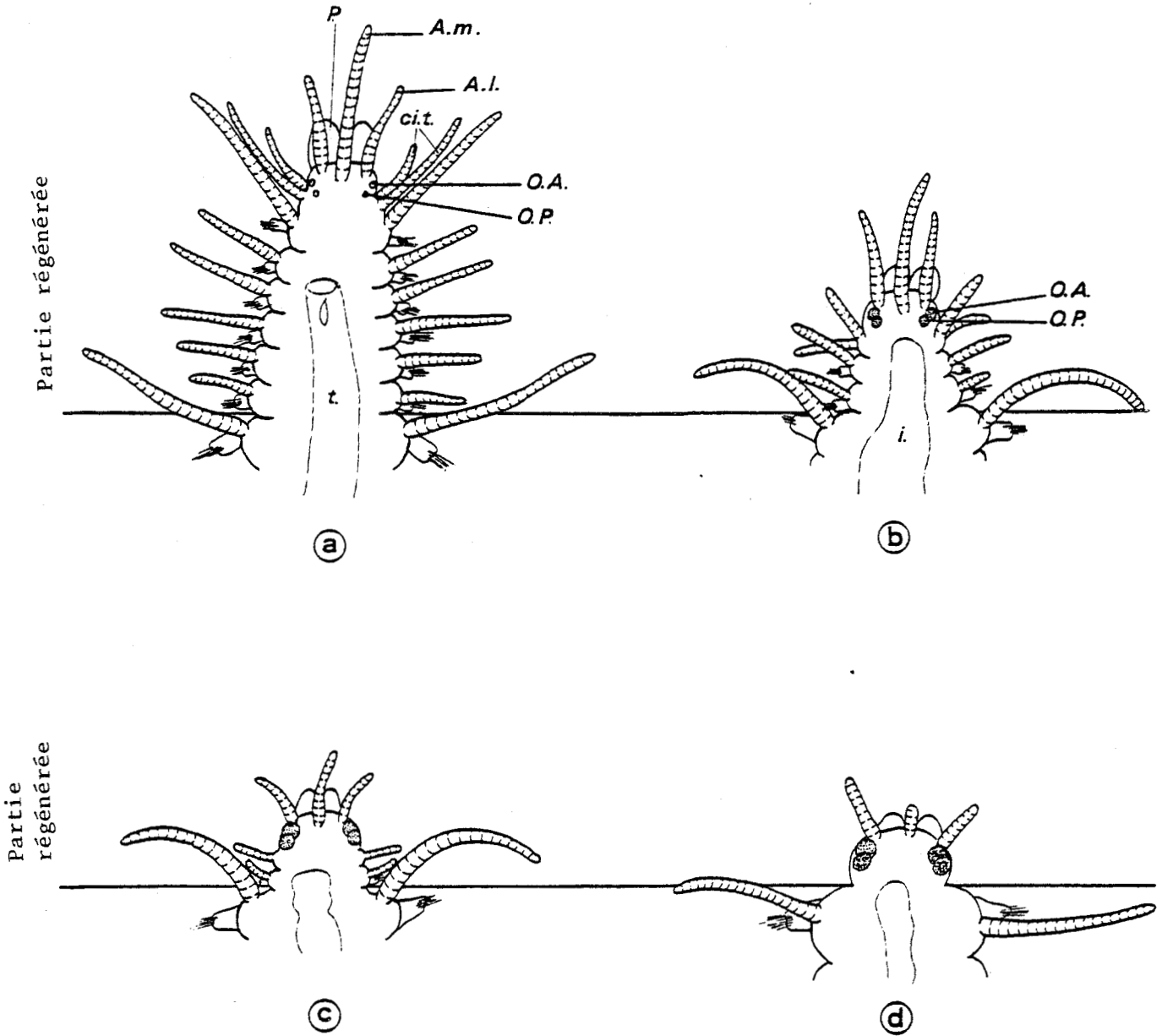


Figure 13 - Morphologie de la tête régénérée après amputation à différents niveaux de l'axe antéro-postérieur ou après amputation du segment céphalique du stolon.

Figure a - Amputation des cinq premiers métamères.

Figure b - Amputation au milieu de l'individu.

Figure c - Amputation des métamères antérieurs aux 30 derniers.

Figure d - Amputation du segment céphalique du stolon de stade 3 ou de stade 5.

Al : antenne latérale ; Am : antenne médiane ; cit : cirre tentaculaire ;
i : intestin ; OA : oeil antérieur ; OP : oeil postérieur ; P : palpe ;
t : trompe.

des organes oculaires. D'autre part, le nombre de segments sétigères régénérés se limite souvent à deux.

c - Amputation des métamères antérieurs aux 30 derniers (Tableau V)

Pour la même raison que dans le cas précédent, la régénération a lieu sur des individus qui entrent en sexualisation. La tête régénérée se caractérise par une rapide hypertrophie des organes oculaires ; cependant la morphologie rappelle encore celle de la tête de souche ; elle possède deux palpes, une antenne médiane et deux latérales bien individualisées (Fig. 13 et Pl. XXVIII, fig. h). Les individus ne régénèrent jamais plus de deux segments sétigères ; on note même assez souvent l'absence de régénération métamérique à ce niveau.

d - Conclusions

Après une amputation transversale du corps pratiquée au niveau d'un intersegment, il y a régénération d'une tête dans 100 % des cas. Celle-ci ne semble absolument pas dépendre de la longueur de l'individu obtenu après la section. Des vers qui ne possèdent que leurs 30 derniers métamères, soit environ le 1/5 du nombre total, régénèrent une tête comme ceux qui ne sont privés que de leurs 5 premiers métamères. Toutefois le nombre de segments sétigères régénérés en arrière de la tête diminue au fur et à mesure que la taille des individus obtenus après amputation se réduit.

L'hypertrophie des organes oculaires régénérés dépend du niveau d'amputation et, corrélativement, de l'état de sexualisation de l'individu au moment de la régénération.

2 - Etude de la tête régénérée sur le stolon

a - Sur un stolon de stade 3

A ce stade, les yeux du stolon ne sont pas encore visibles à la loupe binoculaire. Après section du segment céphalique on assiste à la régénération d'une tête qui s'identifie plutôt à une tête de type stolon (Pl. XXIX, fig. a et Fig. 13), mais comme la tête de souche, elle possède trois antennes (deux latérales et une médiane) ; ces dernières sont toutefois moins bien individualisées et, dans certains cas, on constate même l'absence de l'antenne médiane. Seul le segment céphalique régénère ; il n'y a jamais régénération de cirres tentaculaires et de segments sétigères en arrière de la tête.

Tableau V - Morphologie de la tête régénérée

	Antennes		Cirres tentaculaires		Yeux			Nombre de segments sétigères régénérés						Partie postérieure de l'individu			
	3 (Nbre normal)	2	2 (Nbre normal)	1	non hypertrophiés	peu hypertrophiés	hypertrophiés	0	1	2	3	4	5	6	Absence de stoloni-sation	Forma-tion d'une tête de stolon	Absence de tête mais soies natatoires
Amputation des cinq premiers métamères a : 9 individus	9		9		9					4	3	2		9			
Amputation au milieu de l'individu b:13 individus	11	2*	13			2	11	1	4	6	1	1			12	1	
Amputation des métamères antérieurs aux 30 derniers c:10 individus	9	1	5	5		1	9	5	1	4				1	2	7	

* Cas particulier



b - Sur un stolon de stade 5

A ce stade de la différenciation, il y a apparition des palpes et accroissement du diamètre oculaire. Après ablation de cette tête de stolon déjà bien individualisée, on assiste toujours à la régénération d'un segment céphalique. Chez ce dernier, lorsque l'antenne impaire est présente, on remarque que son développement est réduit. Les yeux sont hypertrophiés à des degrés divers. Dans le cas d'une large hypertrophie au cours de la régénération céphalique, d'autres organes oculaires se sont différenciés sur les métamères du stolon. Par contre, dans le cas d'une hypertrophie plus faible (Pl. XXX, fig. a), dès la cicatrisation, des soies natatoires sont apparues et seul un très petit bourrelet tégumentaire s'est formé. Les organes sensoriels (palpes, antennes) sont absents, par contre les yeux sont moyennement développés. La céphalisation est imparfaite.

c - Conclusions

Après amputation des deux premiers métamères du stolon (métamère céphalique et premier segment sétigère) celui-ci est capable de régénérer une tête dans 100 % des cas, avec formation d'organes oculaires fortement hypertrophiés, quel que soit l'état de maturité du stolon (stade 3 ou stade 5) au moment de la section.

B - Discussion

La régénération antérieure chez les Annélides a fait l'objet de nombreuses études (cf *in* : BERRILL, 1952 ; ABELOOS, 1955 ; HOFMANN, 1975). Elle varie non seulement d'une espèce à l'autre mais aussi chez une même espèce selon le niveau d'amputation. Cette grande variabilité spécifique se rencontre chez les Syllidiens (cf : introduction *in* BOILLY, 1961). Pour un grand nombre d'espèces, la régénération se limite à l'édification du prostomium, du péristomium et d'un à deux segments sétigères. Certains vers régénèrent cependant la totalité des segments amputés (ALLEN, 1921).

Il s'avère parfois que les potentialités de régénération s'affaiblissent au fur et à mesure que l'on l'éloigne de la région céphalique. Chez *Autolytus pictus*, OKADA (1929) a en effet remarqué que lorsque la section a lieu au niveau des 5 premiers métamères, il y a régénération d'une tête et de 5 segments sétigères ; lorsqu'elle est réalisée entre le 5° et le 13° métamère, il n'y a régénération que de 3 ou 4 segments sétigères ; et lorsqu'elle intervient entre le 13° et

et le 42° métamère, seul le segment céphalique régénère ; après le 42° métamère on ne trouve plus qu'un petit bourrelet tissulaire. Un tel gradient antéro-postérieur dans la capacité de régénération antérieure a également été décrit chez *Eusyllis blomstrandii* (BOILLY, 1961) ; chez cette espèce les potentialités de régénération céphalique s'affaiblissent considérablement dès la zone pharyngienne et s'annulent pour des zones postérieures à celle-ci. Dans ces régions on assiste à une régénération de type parapodial.

Chez *S. amica* on retrouve l'existence de ce gradient antéro-postérieur dans la capacité de régénération. Après amputation des cinq premiers métamères, la tête et cinq ou six segments sétigères régénèrent ; après amputation au milieu de l'individu, il n'y a généralement régénération que de deux segments sétigères et après amputation des métamères antérieurs aux 30 derniers, on assiste dans la moitié des cas uniquement à la formation du segment céphalique. Toutefois, chez cette espèce, on obtient toujours la régénération d'une tête. D'autre part il faut remarquer que lorsque la section a lieu après la région pharyngienne, l'individu se trouve dans des conditions physiologiques particulières ; il entre en sexualisation. La régénération du segment céphalique n'est pas inhibée par la gamétogenèse mais cette dernière semblerait empêcher la régénération des segments sétigères en arrière de la tête régénérée.

II - ETUDE INFRASTRUCTURALE DE L'OEIL REGENERE

Nous venons de voir que la taille de cet oeil dépend du niveau antéro-postérieur de l'amputation. Il importe maintenant de savoir si l'oeil régénéré de taille réduite s'identifie à celui de la souche et si l'oeil régénéré hypertrophié est comparable à celui du stolon. Pour cela nous envisagerons l'étude au niveau infrastructural des divers types d'yeux régénérés obtenus.

A - Résultats

1 - Oeil régénéré obtenu après amputation des cinq premiers métamères (Tableau VI)

L'oeil régénéré est comparable à l'oeil de souche. Comme ce dernier, il est de taille réduite (Pl. XXVIII, fig. b) et est constitué par la juxtaposition de cellules sensorielles et de cellules de soutien pigmentaires. La partie apicale du corps cellulaire de ces dernières contient de nombreux granules pigmentaires qui donnent naissance à la couche pigmentaire.

Le corps cellulaire se poursuit ensuite dans la cavité oculaire par un prolongement apical qui chemine d'abord entre les microvillosités des cellules sensorielles puis se dichotomise parmi les prolongements apicaux des cellules de soutien adjacentes (Pl. XXVIII, fig. c).

La cavité oculaire ne renferme donc que les prolongements apicaux des cellules de soutien et des cellules sensorielles. Ces derniers se rencontrent à la périphérie de la cavité, contre la couche pigmentaire, tandis que ceux des cellules de soutien s'élèvent jusque dans la partie centrale puis entrent au contact des fibres de la cuticule qui s'invagine à ce niveau.

2 - Oeil régénéré obtenu après amputation au milieu de l'individu (Tableau VI)

Les yeux régénérés sont hypertrophiés. Les prolongements apicaux des cellules sensorielles et de soutien ne remplissent pas entièrement la cavité oculaire ; on observe également des espaces plus ou moins vastes dans lesquels se discerne un matériel finement granulaire (Pl. XXVIII, fig. e). La cellule de soutien présente de nombreux granules pigmentaires en formation (Pl. XXVIII, fig. j). Son prolongement apical comprend deux parties ; l'une, mince, qui chemine entre les microvillosités de la cellule sensorielle et l'autre, plus épaisse, évasée dans la zone de contact avec la première, qui se dichotomise à son extrémité distale. Ce prolongement, comparable à celui observé dans l'oeil de stolon, renferme des microtubules et des canalicules à paroi lisse (Pl. XXVIII, fig. f). Les formations "paracrystallines" et les gouttelettes lipidiques signalées fréquemment dans le corps cellulaire de la cellule photoréceptrice d'un oeil de stolon se rencontrent rarement dans cet oeil régénéré.

3 - Oeil régénéré obtenu après amputation des métamères antérieurs aux 30 derniers (Tableau VI)

L'oeil régénéré, hypertrophié, est comparable à celui d'un stolon. La morphologie des cellules sensorielles et des cellules de soutien de ces deux types d'yeux s'avère analogue (Pl. XXVIII, fig. i). On note aussi une similitude dans la nature et le nombre des constituants cytoplasmiques de leurs cellules rétiniennes respectives.

Tableau VI - Comparaison des constituants cytoplasmiques des cellules sensorielles et de soutien d'oeil de souche, de stolon et d'oeil régénéré (type souche ou type stolon).

- : absent ; - + : peu fréquent ; + : fréquent ; ++ : très fréquent.

	Oeil de souche	Oeil de stolon	Oeil régénéré						
			Après amputation des cinq premiers métamères	Après amputation au milieu de l'individu	Après amputation des métamères antérieurs aux 30 derniers	Sur un stolon de stade 3	Sur un stolon de stade 5		Sur un stolon de stade 5 quand la tête régénérée est peu développée
Taille	réduite	hyper-trophiée	réduite	hyper-trophiée	hyper-trophiée	hyper-trophiée	hyper-trophiée	Très hyper-trophiée	Moyennement hyper-trophiée
Espaces remplis d'un matériel granulaire observés dans la cavité oculaire	absents	petits	absents	vastes	petits	petits	petits	petits	petits
<u>Cellule sensorielle</u>									
. Formation "paracristalline"	-	+	-	- +	+	+	+	- +	- +
. Globules lipidiques	-	+	- à - +	- +	+	+	++	- +	- +
. Corps résiduels	- +	+	- +	+	+	++	+	+	+
. Mitochondries complexes	-	+	-	-	- +	- +	+	- +	- +
. Nombreuses mitochondries dans PA	-	++	-	- +	+	++	+	++	- + à +
. Mitochondries en dégénérescence	-	-	-	-	-	+	-	++	-
<u>Cellule de soutien</u>									
. Prolongement apical (PA)	simple	2 parties	simple	2 parties	2 parties	2 parties	2 parties	2 parties	2 parties
. Globules lipidiques	-	+	-	- +	+	+	+	-	- +
. Formation de granules pigmentaires	-	+	- +	++	+	+	- +	-	- +
. Noyau en dégénérescence	-	-	-	-	-	-	-	+	-
. Vacuoles dans la couche pigmentaire	-	- +	-	+	+	++	+	+	++
. Vastes corps denses	-	-	-	- +	-	-	-	-	+

4 - Oeil régénéré obtenu sur un stolon de stade 3

(Tableau VI)

L'oeil régénéré est hypertrophié ; il présente le même modèle morphologique que l'oeil de stolon ; néanmoins, des modifications sont à noter au niveau infrastructural. La cellule de soutien contient de nombreuses vacuoles plus ou moins développées ; celles-ci, dispersées entre les granules de pigment, s'observent dans la région nucléaire et surtout au niveau de la couche pigmentaire. Comme chez l'oeil de stolon, la cellule sensorielle renferme des formations "paracristallines" (Pl. XXIX, fig. c), des corps multivésiculaires, des gouttelettes lipidiques et des corps résiduels (Pl. XXIX, fig. d) ; mais il est intéressant de noter que dans l'oeil régénéré les corps résiduels sont en nombre très élevé. Ceux-ci, essentiellement situés dans le corps cellulaire, contiennent un ou plusieurs enroulements de résidus de membranes souvent associés à une substance plus ou moins dense aux électrons (Pl. XXIX, figs b et d). D'autre part, certaines mitochondries semblent altérées ; elles sont dilatées (Pl. XXIX, fig. d). Parfois la dilatation survient aussi au niveau des crêtes mitochondriales et de temps en temps des espaces vides apparaissent dans la mitochondrie.

5 - Oeil régénéré obtenu sur un stolon de stade 5

(Tableau VI).

a - Oeil régénéré normalement hypertrophié

L'oeil régénéré s'identifie fortement à l'oeil de stolon, mais le corps cellulaire de ses cellules rétiniennes renferme beaucoup plus de gouttelettes lipidiques (Pl. XXIX, figs e et f).

b - Oeil régénéré fortement hypertrophié

La disposition respective des cellules sensorielles et des cellules de soutien s'avère identique à celle rencontrée dans l'oeil normalement hypertrophié. Mais, dans le cas présent, on assiste à un accroissement du volume cellulaire, en particulier de celui des prolongements apicaux et à une augmentation du nombre des cellules constituant cet organe.

D'autre part, de nombreux organites cytoplasmiques présentent des signes de dégénérescence. Les noyaux de certaines cellules pigmentaires sont altérés ; certains d'entre eux ne renferment plus que quelques granules interchromatiniens dispersés dans une substance

homogène moyennement dense aux électrons (Pl. XXX, fig. f). L'espace péri-nucléaire est parfois fortement dilaté. La détérioration intervient aussi au niveau des prolongements apicaux des cellules de soutien ; la morphologie de ceux-ci ne varie pas mais les canalicules à paroi lisse ne se discernent plus. A leur place on observe une multitude de petites vésicules. A la base du prolongement apical de la cellule sensorielle se rencontrent de façon diffuse entre des mitochondries souvent altérées (Pl. XXX, fig. g), des agencements paracristallins mal délimités (Pl. XXX, fig. h).

c - Oeil régénéré peu hypertrophié

Bien que régénéré au niveau d'un très petit bourrelet tégumentaire (Pl. XXX, fig. a), l'organe photorécepteur a acquis une structure normale ; la relation avec le cerveau est établie (Pl. XXX, fig. d). Les deux types cellulaires sont bien différenciés avec leurs prolongements apicaux. Celui de la cellule sensorielle est muni de nombreuses microvillosités latérales ; il renferme une formation ciliaire (Pl. XXX, fig. e), des mitochondries et des canalicules de réticulum endoplasmique parfois en relation avec une formation "paracristalline". Celui de la cellule de soutien comprend deux parties : l'une, mince, qui chemine entre les microvillosités des cellules sensorielles et l'autre, plus épaisse, qui forme avec les parties adjacentes la lentille et entre en contact avec la cuticule. Cette seconde partie renferme des microtubules, des filaments réunis en faisceau et des canalicules à paroi lisse (Pl. XXX, fig. b). Les organites cytoplasmiques ne sont pas altérés mais dans la couche rétinienne, plus particulièrement dans le corps cellulaire des cellules de soutien, on rencontre de volumineux corps denses (Pl. XXX, fig. c). Ceux-ci ne sont pas spécifiques de ce type de cellule ; ils se retrouvent en effet dans les cellules périphériques de l'oeil.

B - Discussion

En général, la régénération de l'oeil n'entraîne pas de changement dans la structure et l'infrastructure de cet organe (KISHIDA, 1967 ; SCARSSO et DE IRALDI, 1973 ; EAKIN et FERLATTE, 1973 ; HUGHES, 1976).

Chez *S. amica* la taille et l'infrastructure de l'oeil régénéré varient avec le niveau de l'amputation. Lorsque la régénération a lieu sur des individus privés de leurs cinq premiers métamères, donc sur des animaux qui restent au repos sexuel, l'oeil régénéré s'identifie à l'oeil de la souche. Par contre, lorsque la régénération intervient sur des vers amputés en arrière du proventricule donc sur des individus qui entrent en stolonisation, ou sur des stolons, l'oeil régénéré est hypertrophié et au niveau infrastructural il s'apparente à un oeil de stolon.

Chez cette espèce il est intéressant de noter que, si l'organogenèse oculaire se produit au cours de la stolonisation ou au cours de la régénération sur des individus qui entrent en reproduction, l'oeil subit toujours une hypertrophie importante par rapport à l'oeil de la souche. Cet important développement du volume oculaire semble donc lié à l'état de sexualisation de l'individu au moment de la différenciation cellulaire.

III - ETUDE INFRASTRUCTURALE DE LA DIFFERENCIATION DES YEUX REGENERES

Après avoir envisagé l'étude infrastructurale des divers types d'yeux régénérés, il était intéressant d'entreprendre l'étude de leur mode de différenciation pour savoir :

- 1°- si l'oeil régénéré de type souche et l'oeil régénéré de type stolon se différencient de la même façon ;
- 2°- si l'oeil régénéré de type stolon se forme comme l'oeil de stolon à partir d'une vaste cavité sous-cuticulaire.

A - Infrastructure de l'oeil en début de différenciation régénératrice (Pl. XXXI, figs a et b et Tableau VII).

A ce stade le nombre de cellules différenciées en cellules sensorielles et cellules de soutien est réduit (généralement deux cellules sensorielles et deux cellules de soutien) (Pl. XXXI, figs c et d). Après amputation de la moitié antérieure du ver ou des métamères antérieurs aux 30 derniers, ces cellules se disposent à la périphérie d'une cavité sous-cuticulaire (Pl. XXXI, fig. f) ; cette dernière est très réduite lorsqu'il n'y a ablation que des cinq premiers métamères (Pl. XXXI, fig. e) ; sur certaines coupes elle semble même inexistante. Seuls, de rares espaces s'observent entre les prolongements apicaux des cellules de soutien en début de formation et les microvillosités des prolongements des cellules sensorielles.

Les corps cellulaires s'étendent de la cavité sous-cuticulaire vers les couches nerveuses sous-jacentes. Un contact étroit a pu être établi entre ces dernières et le prolongement basal d'une cellule de soutien. Le long de celui-ci des structures cellulaires particulières sont parfois observées (Pl. XXXI, figs h et i). Les quelques cellules sensorielles différenciées possèdent déjà

Tableau VII - Constituants cytoplasmiques des cellules sensorielles et des cellules de soutien de l'oeil en début de différenciation régénératrice.

+ : présence ; - + : présence occasionnelle ; - : absence.

	Après amputation des cinq premiers métamères	Après amputation au milieu de l'individu	Après amputation des métamères antérieurs aux 30 derniers	Sur un stolon de stade 3	Sur un stolon de stade 5
Cavité sous-cuticulaire en relation avec la cuticule	+ (très réduite)	+	+		
<u>Cavité oculaire</u>					
. Prolongements apicaux des cellules sensorielles	+	+	+		
. Prolongements apicaux des cellules de soutien	+	+	+		
. Espaces libres	très réduits	vastes	vastes		
<u>Cellule sensorielle</u>					
. Nombre de cellules	2	2	2		
. Microvillosités	assez nombreuses	quelques apicales	quelques apicales		
. Formation ciliaire	+	+	+		
. Canalicules de réticulum endoplasmique	-	-	-		
. Formation "paracristalline"	-	-	-		
. Corps multivésiculaires	+	+	+		
. Gouttelettes lipidiques	- +	- +	- +		
<u>Cellule de soutien</u>					
. Nombre de cellules	1-2	3	2		
. Granules pigmentaires en formation	+	+	+		
. Formation ciliaire	+	+	+		
. Vacuoles avec matériel granulaire	-	+	- +		
. Gouttelettes lipidiques	+	+	+		
. Prolongement apical	début de formation	début de formation	début de formation		



quelques corps multivésiculaires (Pl. XXXII, fig. b) mais ne renferment aucun granule pigmentaire. Ceux-ci se localisent essentiellement dans la région haute du corps cellulaire des cellules de soutien. Parmi eux se distinguent plusieurs de leurs précurseurs. Comme lors de l'organogenèse de l'oeil de stolon, il s'agit souvent de très petits granules regroupés dans une vésicule aux contours assez irréguliers et au contenu plus ou moins dense aux électrons (Pl. XXXII, fig. e). Les yeux régénérés obtenus après ablation de la moitié antérieure de l'individu ont présenté quelques granules pigmentaires, peu structurés et d'assez grande taille ; chez l'un d'entre eux il semble que la masse de pigment se soit associée à une gouttelette lipidique (Pl. XXXII, fig. d).

Les prolongements apicaux des cellules rétiniennes sont peu développés (Pl. XXXI, fig. g et Pl. XXXII, fig. a) ; ceux des cellules sensorielles ne possèdent que quelques microvillosités apicales (Pl. XXXI, fig. g), d'où l'impossibilité de contenir des mitochondries, des canalicules de réticulum endoplasmique et une ou deux "formations paracristallines". Parmi les microvillosités se rencontre un cil rudimentaire qui se poursuit par une racine ciliaire. Une formation ciliaire, représentée par deux centrioles orientés perpendiculairement ou un centriole et un cil très rudimentaire, s'observe aussi dans la cellule de soutien (Pl. XXXII, fig. c). On note également la présence d'un ou deux centrioles dans les cellules adjacentes non encore différenciées (Pl. XXXI, fig. f) et dans les cellules épidermiques proches de l'oeil. Ces derniers types cellulaires renferment aussi des vacuoles plus ou moins denses au contenu finement granulaire.

B - Infrastructure de l'oeil en cours de différenciation régénératrice (Pl. XXXII, figs f, g et h ; Pl. XXXIII, figs a et b et Tableau VIII)

L'oeil poursuit son développement, le nombre des cellules différenciées s'est accru. L'oeil régénéré après amputation des cinq premiers métamères se distingue des autres yeux régénérés par un nombre moindre de cellules qui le constituent et par le très faible développement de la cavité sous-cuticulaire (Pl. XXXII, figs i à k et Pl. XXXIII, figs c et d). Mais dans tous les cas, l'oeil régénéré se différencie à peu près au même niveau par rapport à la

Tableau VIII - Constituants cytoplasmiques des cellules sensorielles et des cellules de soutien de l'oeil en cours de différenciation régénératrice (yeux bien développés).

+ : présence ; - + : présence occasionnelle ; - : absence.

	Après amputation des cinq premiers métamères	Après amputation au milieu de l'individu	Après amputation des métamères antérieurs aux 30 derniers	Sur un stolon de stade 3	Sur un stolon de stade 5
Cavité sous-cuticulaire en relation avec la cuticule	-	+	+	+	+
<u>Cavité oculaire</u>					
. Prolongements apicaux des cellules sensorielles	+	+	+	+	+
. Prolongements apicaux des cellules de soutien	+	+	+	+	+
. Espaces libres	absents	vastes	vastes	vastes	vastes
<u>Cellule sensorielle</u>					
. Nombre de cellules	peu élevé	moyennement important	important	important	important
. Microvillosités	nombreuses	nombreuses	nombreuses	nombreuses	nombreuses
. Formation ciliaire	+	+	+	+	+
. Canalicules de réticulum endoplasmique	rares	+	+	+	+
. Formation "paracristalline"	-	-	-	-	-
. Corps multivésiculaires	+	+	+	+	+
. Gouttelettes lipidiques	- +	- +	- +	+	+
<u>Cellule de soutien</u>					
. Nombre de cellules	peu élevé	moyennement important	important	important	important
. Granules pigmentaires en formation	peu	+	+	+	+
. Formation ciliaire	+	+	+	+	+
. Vacuoles avec matériel granulaire	-	-	- +	- +	+
. Gouttelettes lipidiques	- +	+	+	+	+
. Prolongement apical	bien développé: 1 partie	bien développé: 1 partie	bien développé: début de 2 parties	bien développé: début de 2 parties	bien développé: début de 2 parties



cuticule (Pl. XXXII, figs i à k). Le prolongement apical de la cellule sensorielle poursuit sa différenciation ; les microvillosités latérales sont plus nombreuses ; le cil rudimentaire se situe toujours parmi celles de l'apex (Pl. XXXIII, fig. e). Les canalicules de réticulum endoplasmique et quelques mitochondries apparaissent ; par contre, les formations "paracristallines" n'ont pas été mises en évidence. Comme nous l'avions déjà constaté lors de l'organogenèse oculaire chez le stolon, ces formations ne se rencontrent qu'à un stade assez tardif du développement. Le prolongement apical de la cellule de soutien de l'oeil régénéré après amputation des cinq premiers métamères est totalement différencié (Pl. XXXIII, fig. f). Sa morphologie est comparable à celle observée chez l'oeil de souche. Dans les autres cas de régénération, la différenciation du prolongement n'est pas achevée ; sa région distale commence à s'élargir, quelques canalicules à paroi lisse se rencontrent parmi les microtubules (Pl. XXXIII, fig. g).

C - Conclusions

Dès le début de l'organogenèse, la structure de l'oeil régénéré (type souche ou type stolon) est déterminée. L'oeil régénéré après amputation des 5 premiers métamères ressemble plutôt à un oeil de souche de taille réduite ; il se caractérise par un très faible développement de la cavité sous-cuticulaire. Par contre, l'oeil régénéré après amputation en arrière du proventricule s'organise autour d'une vaste cavité sous-cuticulaire qui au fur et à mesure du développement des prolongements apicaux des cellules rétinienne se transforme en cavité oculaire.

Quelque soit l'endroit de l'amputation, les premières cellules des yeux régénérés apparaissent à peu près au même niveau par rapport à la cuticule. Toutefois, l'oeil régénéré après amputation en arrière du proventricule différencie de nombreuses cellules vers la région cuticulaire. Ainsi, il semble situé plus superficiellement que l'oeil régénéré après amputation des cinq premiers métamères. En effet, comme ce dernier s'accroît peu, il reste localisé assez profondément sous l'épiderme.

IV - ETUDE DES YEUX REGENERES APRES CASTRATION AUX RAYONS X

Chez *S. amica*, lorsque l'organogenèse oculaire se produit sur des individus qui entrent en reproduction (stolonisation ou dans certains cas, régénération) l'oeil formé est toujours plus développé que celui de la souche. Cet important accroissement du volume oculaire paraît lié à l'état de sexualisation de l'individu lors de la différenciation cellulaire.

D'autre part, DURCHON (1967) signale qu'après castration aux rayons X de Syllidiens (*Trypanosyllis zebra* et *Syllis vittata*) en stolonisation expérimentale, ceux-ci sont capables de différencier un stolon dépourvu de produits génitaux dont la tête présente des yeux souvent moins développés que ceux des stolons sexués. Si les transformations somatiques (différenciation musculaire et hypertrophie des néphridies dans les métamères postérieurs) ne sont pas sous la dépendance de la sexualisation, par contre la différenciation des yeux et la poussée des soies natatoires sont stimulées par celle-ci.

C'est pourquoi il nous a paru intéressant d'essayer d'obtenir des têtes régénérées dont les yeux soient peu développés, sur des portions d'individus (moitié postérieure du ver ou 30 derniers métamères) castrées par les rayons X.

A - Protocole expérimental

Les expériences de castration sont effectuées sur deux lots d'individus ; le premier regroupe les moitiés postérieures des vers, le second les tronçons composés des 30 derniers métamères.

Les castrations ont lieu 7 jours après la section ; à ce moment, le blastème de régénération est présent. L'appareil (DUTERTRE) ne comporte pas de filtre ; il fonctionne sous 20 kV et 15 mA. Les tronçons placés à 11 cm du foyer, ne sont irradiés qu'une seule fois durant 4 à 5 minutes (tronçons constitués des 30 derniers métamères) ou 7 à 8 minutes (moitiés postérieures de l'animal) ; ils reçoivent respectivement 6 000 et 11 000 roentgens. Durant l'irradiation, les fragments de vers sont alignés côte à côte sur une feuille de papier filtre imbibée d'une solution de chlorure de magnésium à 77,7 ‰ dans l'eau distillée ; le blastème de régénération et les deux premiers métamères sont protégés par une plaque de plomb de 2,5 mm d'épaisseur. Cependant, il arrive que les *Syllis* se contractent ; dans ce cas la castration n'est pas totale. Après l'irradiation, les tronçons sont isolés en boîte de Pétri contenant de l'eau de mer et maintenus à la température du laboratoire (19°C).

B - Types d'yeux régénérés obtenus après castration aux rayons X

1 - Yeux régénérés du 1er lot d'individus (Fig. 14)

Les individus témoins non irradiés, privés de leur proventricule en raison du niveau d'amputation, entrent en sexualisation et régénèrent un segment céphalique avec des yeux hypertrophiés. L'un d'eux n'a toutefois pas différencié de gamètes ; celui-ci a régénéré une tête dont les yeux sont peu développés (Pl. XXXIV, fig. d).

Les individus soumis aux rayons X afin d'obtenir une castration ont évolué en deux groupes. Pour le premier groupe l'irradiation a permis une castration totale ; le coelome est dépourvu de produits génitaux. Ces individus ont régénéré un segment céphalique avec des yeux peu développés (Pl. XXXIV, fig. b). Par contre, pour les individus du second groupe la castration n'a pas été totale ; des gamètes se sont différenciés dans les métamères antérieurs (généralement 8 à 10) qui ont été protégés par la plaque de plomb, par suite du déplacement de l'animal pendant l'irradiation. Dans ce cas, les têtes régénérées possèdent des yeux hypertrophiés. Cette différence dans la taille des yeux régénérés est déjà visible 10 jours après l'irradiation.

2 - Yeux régénérés du second lot d'individus

Comme pour les individus du premier lot, ceux du second lot qui n'ont pas différencié de produits génitaux, ont régénéré une tête dont les yeux sont peu développés (Pl. XXXIV, fig. e). Par contre, ceux qui sont entrés en sexualisation (témoins : Pl. XXXIV, fig. a, ou individus partiellement castrés : Pl. XXXIV, fig. f) possèdent une tête régénérée dont les yeux sont hypertrophiés. L'hypertrophie oculaire étant généralement plus importante chez les témoins. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que chez ces derniers les produits génitaux apparaissent dans la totalité du tronçon alors que chez les individus partiellement castrés ils ne se localisent que dans la moitié antérieure.

3 - Conclusions

La régénération en absence de produits génitaux entraîne toujours la différenciation d'un oeil régénéré peu développé. Par contre, chez les tronçons étudiés, quelque soit l'endroit

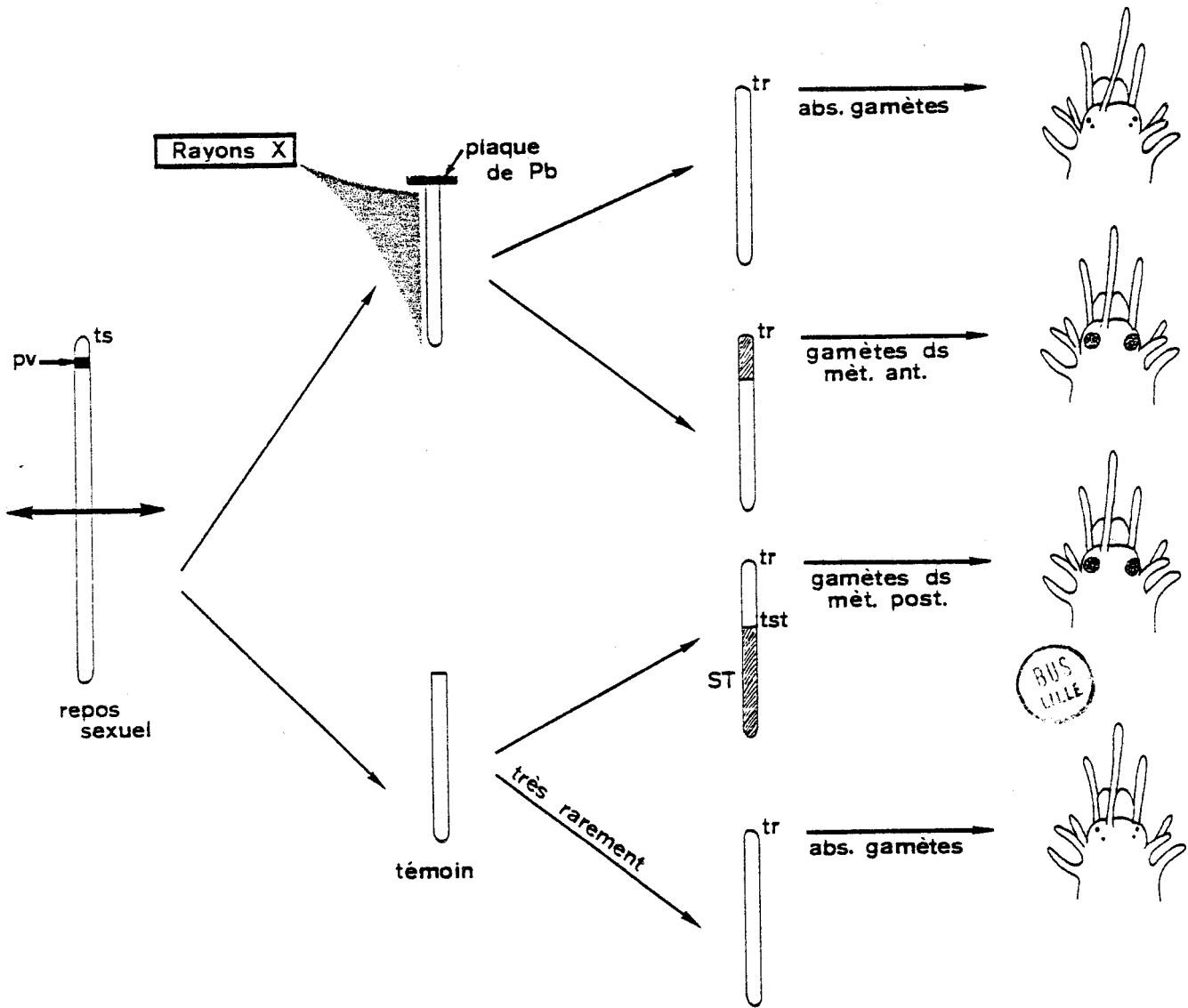


Figure 14 - Influence de la castration aux rayons X sur la taille des yeux régénérés.

où les gamètes se différencient dans le coelome leur présence favorise la formation d'un oeil régénéré hypertrophié.

C - Etude infrastructurale des yeux régénérés obtenus après castration aux rayons X

1 - Après castration totale

Malgré son faible développement, l'oeil régénéré est totalement différencié. Il présente le même modèle morphologique que l'oeil de souche (Pl. XXXIV, fig. c). Les prolongements apicaux des cellules rétinienne remplissent la cavité oculaire. Chez un des individus, les yeux peu développés paraissent néanmoins ne pas avoir achevé leur différenciation (Pl. XXXIV, fig. g).

2 - Après castration partielle

L'oeil régénéré hypertrophié a une structure comparable à celle des yeux de stolon (Pl. XXXIV, fig. h).

RESUME

- 1) Chez *S. amica*, il existe un gradient antéro-postérieur dans la capacité de régénération antérieure mais, dans tous les cas, l'amputation des cinq premiers métamères ou des 4/5 de l'individu est suivie de la différenciation d'un segment céphalique.
- 2) Le volume et l'infrastructure des yeux régénérés dépendent du niveau antéro-postérieur de l'amputation et corrélativement de l'état de sexualisation de l'animal au cours de l'organogenèse.
 - Lorsque la régénération a lieu sur des individus qui restent au repos sexuel (ablation des cinq premiers métamères), la taille et l'infrastructure des yeux sont comparables à celles des yeux de souche.
 - Lorsque la régénération intervient sur des individus qui entrent en reproduction (amputation en arrière du proventricule ou sur des stolons), l'oeil régénéré hypertrophié s'apparente à un oeil de stolon.

- 3) Dès le début de l'organogenèse régénératrice la structure de l'oeil (type souche ou type stolon) est déterminée.

- 4) Des expériences de castration aux rayons X nous ont permis d'obtenir des têtes régénérées aux yeux peu développés sur des portions d'individus qui auraient normalement dû entrer en sexualisation et différencier des yeux hypertrophiés. L'infrastructure de ces yeux s'apparente à celle des yeux de souche.

CHAPITRE IV

ÉTUDE DE L'INVOLUTION DES ORGANES PHOTORÉCEPTEURS DU STOLON

La dégénérescence de l'appareil visuel se rencontre en général chez les animaux cavernicoles (BESHARSE et BRANDON, 1974 ; BESHARSE et HOLLYFIELD, 1976, 1977 ; DURAND, 1976, 1979). Toutefois chez les Syllidiens, *A. pictus* en particulier, nous savons qu'il est possible d'obtenir expérimentalement l'involution d'un oeil en cours de différenciation (OKADA, 1934 ; DURCHON et WISSOCQ, 1962, 1964). Après avoir fait un rappel des travaux de ces derniers auteurs et étendu l'étude expérimentale de la régression de la tête de stolon et des yeux à l'espèce *S. amica*, nous décrirons les modifications ultrastructurales qui apparaissent lors de l'involution de l'oeil de stolon d'*A. pictus* (VERGER-BOCQUET, 1979b) et de *S. amica*.

I - ETUDE EXPERIMENTALE DE LA REGRESSION DE LA TETE STOLONIALE ET DES ORGANES PHOTORECEPTEURS

A - Rappel des travaux de DURCHON et WISSOCQ (1962, 1964) réalisés sur *A. pictus*

Chez les stolons obtenus naturellement, il est possible de faire involuer expérimentalement les têtes qui sont en cours de formation en sectionnant la partie postérieure des individus au 16°, 20° ou 30° métamère. La régression varie selon le niveau de la section et l'état de différenciation de la tête de stolon au moment de l'opération ; elle est d'autant plus importante que le niveau de section est rapproché de la tête stoloniale en formation.

Chez les individus en stolonisation expérimentale, les phénomènes d'involution céphalique sont moins importants. Après section au 16° métamère d'individus en début de morphogenèse céphalique, l'involution n'intervient que dans 50 % des cas.

B - Chez *S. amica*

1 - Chez les individus en stolonisation expérimentale

Dans ce cas, la section en arrière du segment en cours de céphalisation est très souvent suivie par la différenciation à un niveau antérieur d'un nouveau stolon ; l'ablation du proventricule ayant instauré un état permanent de stolonisation. La tête stoloniale reste donc souvent à l'extrémité postérieure du second stolon qui se détache de l'individu souche. Dans ces conditions les résultats sont très difficilement interprétables.

2 - Chez les individus en stolonisation naturelle

Les individus en stolonisation naturelle sont sectionnés un métamère en arrière du segment céphalique stolonial qui se trouve soit au stade 3 (les yeux ne sont pas encore visibles), soit au stade 5 (les yeux et les palpes sont déjà bien développés) de sa différenciation.

Lorsque la tête de stolon est peu différenciée, on observe dans presque tous les cas (5 sur 6) sa disparition ; cependant celle-ci ne se produit pas immédiatement après la section. La différenciation se poursuit jusqu'au stade 5 puis les yeux commencent à se lyser (Pl. XXXIX, figs a et b) ; dans certains cas, la tête semble se dédoubler puis disparaît assez rapidement. La partie postérieure de l'individu régénère simultanément quelques métamères.

Lorsque la tête de stolon est déjà bien différenciée (stade 5), on note encore assez souvent sa disparition (4 cas sur 6). Une tête plus développée que les autres au moment de la section s'est détachée de la souche. Comme précédemment, la régression ne survient pas dès la section. La tête poursuit son développement mais après quelque temps, elle a tendance à se déplacer latéralement (Pl. XXXIX, figs c et d). Dans certains cas un début de dédoublement semble s'amorcer ; en effet quatre palpes peuvent parfois être observés (Pl. XXXIX, fig. c).

Chez *S. amica* une diminution de la longueur du corps entraîne une disparition de la tête stoloniale essentiellement chez les individus en stolonisation naturelle.

II - ETUDE INFRASTRUCTURALE DE L'INVOLUTION DES ORGANES PHOTORECEPTEURS DU STOLON

A - Involution de l'oeil du stolon d'*Autolytus pictus*

1 - Définition des différents stades de l'involution

Afin d'obtenir une involution de la tête stoloniale, les individus en stolonisation naturelle sont sectionnés au 16° métamère. Au moment de la section, la tête du stolon est déjà bien différenciée ; les yeux sont individualisés, les cirres tentaculaires et les antennes sont présents. La fixation a lieu à différents

moments de la régression dont les caractéristiques sont les suivantes :

- stade 1 : la tête de stolon se détache de la souche.
- stade 2 : les yeux sont en lyse légère ; les antennes et les cirres tentaculaires sont présents.
- stade 3 : les yeux sont en lyse ; les antennes et les cirres tentaculaires ont disparu.
- stade 4 : seule subsiste la trace des yeux.

Pour cette étude nous nous sommes référés aux stades de l'involution décrits ci-dessus et non au temps nécessaire pour y parvenir, ce dernier pouvant varier d'un individu à l'autre.

2 - Structure de l'oeil aux différents stades de l'involution

a - Stade 1 de la régression

L'organe visuel a une structure normale ; les trois couches caractéristiques sont présentes (Pl. XXXV, fig. a) mais la lentille ne s'identifie pas à celle d'un oeil de stolon mature. Elle est en relation directe avec la cuticule et ne présente pas deux parties séparées par une constriction.

La majorité des prolongements apicaux des cellules rétinienne ne subit aucun changement sauf, peut-être, une réduction de leur volume. Quelques-uns sont toutefois assez fortement dégradés. Dans ce cas, l'agencement régulier des microvillosités a totalement disparu. Elles apparaissent sous la forme d'un ensemble de structures membranaires très enchevêtrées (Pl. XXXV, fig. d). Aucun constituant interne ne peut être observé.

La présence de structures lytiques au niveau des couches pigmentaire et rétinienne prouve que l'organe visuel a subi un début de dégradation. Des corps résiduels, de taille assez réduite, entourés d'une membrane unitaire, renferment dans une substance finement granulaire, peu opaque aux électrons, de nombreux résidus membranaires enroulés concentriquement (Pl. XXXV, figs b et c). D'autres, plus vastes, situés au niveau de la couche rétinienne, contiennent en plus des granules pigmentaires (Pl. XXXV, fig. e). Ces derniers peuvent également se trouver inclus dans une substance un peu moins dense aux électrons que le pigment proprement dit (Pl. XXXV, fig. c). Au niveau de la couche rétinienne se rencontrent quelques gouttelettes lipidiques et une vaste zone de lyse essentiellement formée par le regroupement de nombreux résidus de membranes plus ou moins enroulés sur eux-mêmes (Pl. XXXV, fig. a).

Des modifications interviennent aussi au niveau nucléaire. Certains noyaux présentent une invagination cytoplasmique (Pl. XXXV, fig. b).

b - Stade 2 de la régression

Les trois parties de l'oeil sont toujours présentes mais la lentille commence à émettre des extrusions de substance lenticulaire. Certaines d'entre elles se trouvent isolées parmi les granules de la couche pigmentaire ou au milieu de la couche rétinienne.

Les prolongements apicaux des cellules rétinien- nes ont subi une importante régression. Ils sont soit absents, soit re- présentés par de très petites microvillosités qui pénètrent encore dans la zone externe de la lentille.

La couche pigmentaire commence à se morceler. De nombreux granules se trouvent ainsi regroupés à la périphérie de cette couche dans des corps résiduels ou dans des vacuoles plus ou moins vas- tes où se discernent souvent de petites vésicules et des résidus de membranes. On peut également les observer au sein d'une substance moins dense aux électrons que le pigment proprement dit.

La recherche de l'activité phosphatase acide donne un résultat positif au niveau des petits corps résiduels conte- nant essentiellement des résidus de membranes enroulés concentrique- ment (Pl. XXXVI, fig. e). Des précipités de phosphate de plomb sont également visibles au niveau des saccules golgiens et des vésicules associées à cet appareil (Pl. XXXVI, fig. d). Par contre, les vastes vacuoles qui renferment surtout des granules pigmentaires présentent une réaction peu positive.

Des dégradations et des modifications dans l'in- frastructure sont aussi à noter au niveau de certains organites cyto- plasmiques. La membrane externe des mitochondries présente parfois des gonflements tandis que les saccules golgiens de certaines cellu- les se dilatent et renferment une substance dense aux électrons, d'aspect lamellaire (Pl. XXXVI, fig. a).

Les modifications nucléaires sont plus marquées qu'au stade précédent. Certains noyaux montrent un état hyperchroma- tique ; chez l'un d'entre eux la masse de chromatine occupe une très grande partie du volume nucléaire (Pl. XXXVI, fig. c) mais le nucléole et les granules interchromatiniens sont encore présents. Quelques au- tres ont tendance à se scinder en deux (Pl. XXXVI, fig. b). L'étran-

gement de la région supramédiane est dû à une profonde invagination du cytoplasme. On distingue également des noyaux d'aspect clair ; ceux-ci sont décrits plus en détail au stade suivant.

c - Stade 3 de la régression

Les trois parties de l'organe photorécepteur sont encore distinctes (Pl. XXXVII, fig. a). Toujours bien développée, la lentille émet comme au stade précédent des extrusions de substance lenticulaire. Dans certaines d'entre elles sont disséminées de nombreuses petites zones claires plus ou moins arrondies, d'un diamètre moyen de 0,6 μm ce qui laisserait supposer que certaines parties de la lentille commencent à être dégradées. Les prolongements apicaux des cellules rétiniennes ont pratiquement disparu (Pl. XXXVII, fig. a ; Fig. 15).

Les granules pigmentaires sont en grande partie inclus dans les lysosomes secondaires parmi les structures cytoplasmiques en dégradation et dans les corps résiduels. Certains se rencontrent aussi dans des cavités dont la taille peut atteindre jusqu'à 15 μm . Dans ces dernières sont répartis de façon très inégale, un matériel finement granulaire, parfois flocculeux, des résidus de membranes enroulés concentriquement (Pl. XXXVII, figs a et c) et des gouttelettes lipidiques. Celles-ci, dont le nombre n'est jamais très élevé, s'observent surtout isolées dans le cytoplasme (Pl. XXXVII, fig. a). Dans ces cavités on a pu mettre en évidence des noyaux plus ou moins dégradés (Pl. XXXVII, fig. c).

Certaines cellules présentent de profondes détériorations. De nombreux espaces libres sont visibles entre les crêtes mitochondriales (Pl. XXXVII, fig. b). L'ergastoplasme a tendance à se dilater et à donner naissance à des vacuoles (Pl. XXXVII, figs b et d), dans lesquelles peuvent être décelés un matériel finement granulaire, des vésicules et parfois des enroulements de membranes (Pl. XXXVIII, figs a et b). Les dictyosomes semblent également être à l'origine de telles vacuoles (Pl. XXXVII, fig. b et Pl. XXXVIII, fig. b).

Des altérations sont à signaler au niveau des noyaux. Comme au stade précédent, certains d'entre eux tendent à se scinder en deux ou plusieurs parties. Ces dernières sont encore fréquemment reliées par un pont de substance nucléaire. Il arrive cependant que certaines parties soient totalement isolées du reste du noyau par accollement des enveloppes nucléaires (Pl. XXXVI, fig. g) ; mais la rupture et la libération dans le cytoplasme n'ont pas été mises en évidence. Le nucléole ne semble pas se diviser, il reste toujours dans l'une des parties du noyau. Les cas d'hyperchromatose

paraissent moins fréquents. Par contre, quelques noyaux pycnotiques ont été observés. Nous pouvons également signaler la présence de quelques noyaux au contenu homogène, moyennement dense aux électrons, dans lequel plus aucun constituant ne se distingue. La membrane externe de leur enveloppe nucléaire se dilate souvent. D'autres noyaux retiendront plus longtemps notre attention. Déjà présents au stade précédent, ils se remarquent par leur aspect clair et leur forme assez régulière (Pl. XXXVII, fig. a). D'après leurs constituants il semble possible de distinguer deux sortes de noyaux ; ceux qui possèdent encore de la chromatine ; dans ce cas elle se situe uniquement au milieu du noyau et est organisée en réseau (Pl. XXXVI, fig. h) et ceux qui en sont dépourvu mais qui renferment encore un volumineux nucléole excentré et des granules interchromatiniens, épars ou légèrement regroupés (Pl. XXXVII, fig. a ; Pl. XXXVIII, fig. e). La membrane externe de l'enveloppe nucléaire est dilatée dans presque tous les cas. Un noyau de ce type a été observé dans une cellule phagocytée ; seuls, quelques granules interchromatiniens se distinguaient encore (Pl. XXXVI, fig. f).

Par endroits la cuticule semble se dilater, en fait il se forme entre la couche cellulaire et la zone interne de la cuticule, un espace plus ou moins vaste (Pl. XXXVII, fig. a) dans lequel s'insinuent des structures cellulaires en dégradation et des granules pigmentaires.

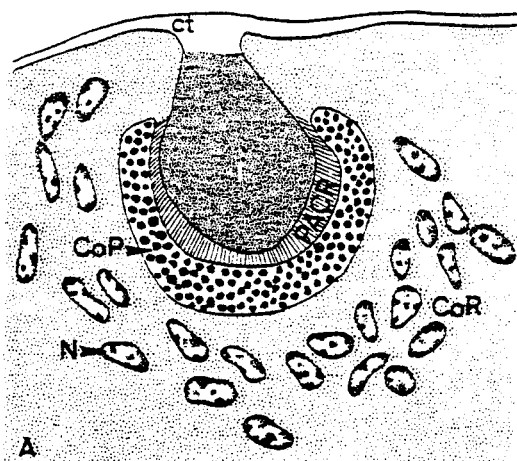
d - Stade 4 de la régression

A ce stade, l'oeil est totalement désorganisé, la lentille ne se distingue plus ; seuls, les lysosomes secondaires et les corps résiduels renfermant les granules pigmentaires nous permettent de localiser cet organe en régression parmi les nombreuses cellules du bourrelet tégumentaire (Pl. XXXVIII, fig. c). Il est toutefois intéressant de noter l'absence de très vastes vacuoles.

Bien que certaines cellules présentent encore des organites cytoplasmiques dégradés, un grand nombre d'entre elles renferme toujours des corps résiduels dans lesquels se discernent très souvent des granules pigmentaires et des gouttelettes lipidiques (Pl. XXXVIII, fig. d). Ces dernières en augmentation par rapport au stade précédent se rencontrent aussi au sein du cytoplasme.

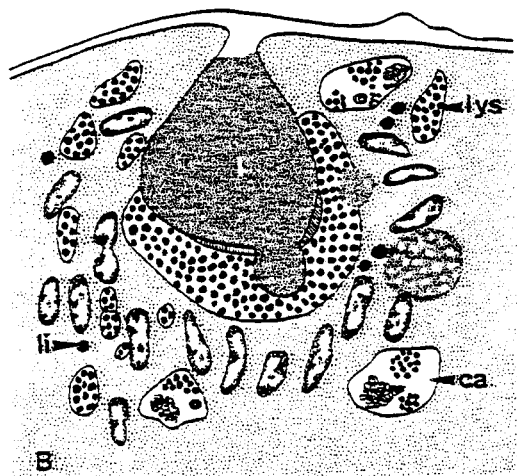
Dans certaines cellules le noyau a encore tendance à se scinder en deux ou plusieurs parties ; par contre, les cas d'hyperchromatose sont rares.

Figure 15 - Involution de l'organe photorécepteur chez *A. pictus*.



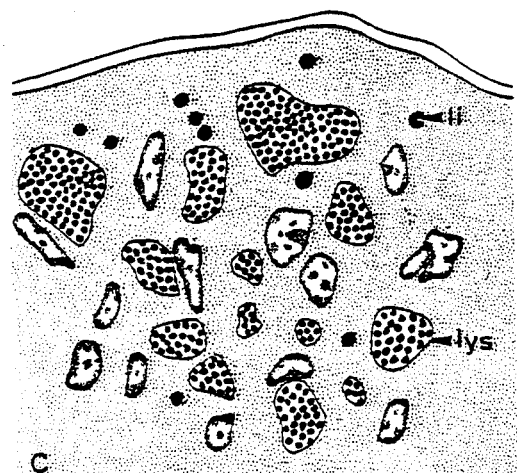
A - Stade 1 de la régression.

L'oeil présente une structure à peu près normale.



B - Stade 3 de la régression. Noter :

- . la diminution des prolongements apicaux des cellules rétiniennes (PACR),
- . l'extrusion de substance lenticulaire,
- . la fragmentation de la couche pigmentaire (CoP),
- . la présence de lysosomes secondaires (lys), de vastes vacuoles (ca) et de gouttelettes lipidiques (li).



C - Stade 4 de la régression

L'oeil est totalement désorganisé.

ct : cuticule ; CoR : couche rétinienne ; l : lentille ; N : noyau.



A ce stade il est intéressant de noter que si l'appareil visuel est totalement désorganisé, les fibres nerveuses du neuropile sont encore présentes dans le bourrelet tégumentaire.

3 - Conclusions

L'involution de l'organe photorécepteur est d'abord marquée par la réduction des prolongements apicaux des cellules rétiennes qui se poursuit jusqu'à leur disparition. On assiste presque simultanément à la fragmentation de la lentille et de la couche pigmentaire (Fig. 15). Les granules pigmentaires qui sont à l'origine de cette couche se trouvent ainsi insérés dans les lysosomes secondaires plus ou moins vastes où ils sont difficilement dégradés ; nous en rencontrons encore très souvent dans les corps résiduels parmi les figures myéliniques.

Un tel bouleversement dans la structure de l'organe est dû à de profondes détériorations des cellules qui le constituent. Les dégradations apparaissent au niveau des noyaux et des organites cytoplasmiques avec formations de lysosomes secondaires et de corps résiduels. Elles entraînent très souvent la dégénérescence de la cellule.

Alors que l'organe photorécepteur est totalement dégradé, nous pouvons encore noter la présence de fibres nerveuses dans le bourrelet tégumentaire mais nous ne pouvons pas savoir si certaines d'entre elles correspondent au nerf optique.

B - Involution de l'oeil du stolon de *Syllis amica*

Cette étude, réalisée sur une autre espèce de *Syllidae*, devrait nous permettre de suivre l'involution respective de chaque type cellulaire (cellule sensorielle et cellule de soutien) ; la distinction entre ces deux dernières étant rendue possible par le fait que seule la cellule de soutien renferme des granules de pigment.

Les individus en stolonisation sont sectionnés un métamère en arrière du segment céphalique qui se trouve généralement au stade 5 de sa différenciation. La fixation a lieu soit lorsqu'à l'examen à la loupe binoculaire les yeux semblent entrer en lyse, soit lorsqu'ils présentent un état de lyse plus important.

1 - Résultats

Lorsque la fixation est pratiquée sur des yeux en légère lyse, peu de modifications sont visibles au niveau infrastructural. Par contre, lorsque celle-ci est réalisée sur des yeux en lyse profonde, des dégradations plus importantes sont notées.

L'organe visuel a une structure apparemment normale (Pl. XXXIX, fig. f) mais au voisinage de la cuticule se rencontrent quelques amas de granules pigmentaires contenus dans des cellules plus ou moins dégradées (Pl. XL, fig. a). Par comparaison avec celle d'un oeil de stade 5, la cavité oculaire paraît presque vide. Les prolongements apicaux des cellules de soutien sont presque inexistantes ; ceux des cellules sensorielles dont la membrane cellulaire est rompue (Pl. XL, fig. b) disparaissent plus ou moins rapidement.

Des dégradations et des modifications apparaissent également au niveau de certains organites cytoplasmiques. Les mitochondries sont parfois détériorées (Pl. XXXIX, fig. e), l'ergastoplasme se vacuolise (Pl. XXXIX, fig. e) ; de nombreuses vacuoles se rencontrent entre les granules pigmentaires (Pl. XL, fig. d). Les cellules rétinienne renferment peu de lysosomes (Pl. XL, fig. c) et peu de gouttelettes lipidiques, toutefois certaines cellules de soutien contiennent une vacuole assez vaste (Pl. XL, fig. e) dans laquelle sont dispersés des granules pigmentaires, des corps plus ou moins denses et quelques résidus de membranes. Il arrive que les granules pigmentaires se regroupent plutôt dans une substance un peu moins dense aux électrons que le pigment proprement dit.

Au niveau des noyaux, les altérations sont peu marquées. La membrane externe de l'enveloppe nucléaire est assez souvent dilatée mais seuls quelques noyaux présentent une invagination cytoplasmique plus ou moins profonde (Pl. XL, fig. d).

2 - Conclusions

Comme chez *A. pictus*, l'involution oculaire se traduit par une disparition assez rapide des prolongements apicaux des cellules rétiniennes et par une fragmentation de la couche pigmentaire ; les granules de pigment se trouvent inclus dans des lysosomes secondaires parmi d'autres structures cytoplasmiques en dégradation.

Etant donné que chez *S. amica* les prolongements apicaux des cellules de soutien en différenciation tendent à constituer une lentille de type cellulaire, leur disparition entraîne simultanément celle de la lentille d'où l'aspect vide de la cavité oculaire.

Les altérations nucléaires observées chez *S. amica* sont moins importantes que celles décrites chez *A. pictus*, ce qui est probablement dû au fait que les observations réalisées chez la première espèce ont porté sur des yeux moins involués.

C - Discussion

1 - Modifications du réticulum endoplasmique et vacuolisation

Chez *S. amica* comme chez *A. pictus*, dès le début de l'involution on assiste à une vacuolisation du réticulum endoplasmique. Un tel fait apparaît généralement dans les cellules en dégénérescence naturelle (involution de la glande mammaire : HELMINEN et ERICSSON, 1968) ou ayant subi un traitement hormonal [(cellule osseuse après administration d'extrait parathyroïdien (CAMERON et Coll., 1967)] ou physique (action des ultra-sons : SELMAN et JURAND, 1964).

Alors que TRUMP et Coll. (1965 b) notent la présence de petites vésicules, BONNANFANT-JAÏS (1975) et ANDRIES (1975) signalent celle de vacuoles plus vastes. Elles proviennent soit de la fusion de nombreuses et petites vacuoles, soit d'une dilatation importante du réticulum endoplasmique. Chez *A. pictus*, certaines vacuoles rappellent celles décrites par ces deux derniers auteurs. Elles contiennent un matériel finement granulaire dans lequel se discernent parfois de petites vésicules et plus rarement encore des figures myéliniques.

2 - Les lysosomes secondaires et les corps résiduels

La régression de l'organe photorécepteur et ultérieurement du bourrelet céphalique chez *A. pictus* se caractérise par la formation de nombreux lysosomes secondaires et corps résiduels.

Fréquemment décrits dans les organes en cours d'involution (BEAULATON, 1967 ; ERICSSON, 1969 ; HOURDRY, 1969), ces organites de taille, de forme et de structure hétérogènes dans lesquels sont ségrévés divers constituants du cytoplasme ont été qualifiés très différemment (HOURDRY, 1969, 1974 ; JURAND et PAVAN, 1975). En ce qui concerne la présente étude nous avons repris la terminologie de DE DUVE et WATTIAUX (1966) qui classe ces structures en trois grandes catégories : les lysosomes primaires, les lysosomes secondaires (vacuoles

autolytiques et phagolysosomes) et les corps résiduels dans lesquels ne subsistent que les résidus insolubles après digestion.

Au cours de l'involution oculaire chez *A. pictus*, différents types de corps résiduels ont été décrits. Ce sont soit des corps myéliniques à un ou plusieurs centres, soit des corps plus vastes, décrits également chez *S. amica*, qui renferment dans une substance moyennement dense aux électrons, des résidus de membranes souvent enroulés concentriquement, des granules pigmentaires et parfois des gouttelettes lipidiques. Les granules pigmentaires sont présents à tous les stades. Il semble que ceux-ci ne puissent être attaqués par les enzymes lysosomiques. Un cas similaire a été signalé par BERTOLINI (1965) qui décrit à l'issue des processus de lyse, des corps résiduels contenant des pigments biliaires non digérés.

3 - Les gouttelettes lipidiques

Très souvent décrites lors des phénomènes d'involution, elles sont caractéristiques des processus de dégénérescence cellulaire et constituent de ce fait le sous-produit d'éléments cytoplasmiques ségrégués qui ne peut être attaqués par les enzymes lysosomiques (HOURDRY, 1969).

Chez *A. pictus*, le nombre des gouttelettes lipidiques s'accroît au cours de la régression. Très souvent libres et peu nombreuses en début d'involution, celles-ci deviennent assez rapidement abondantes et se rencontrent également dans les corps résiduels ; libres, elles sont fréquemment entourées par une ou parfois plusieurs lames ergastoplasmiques. Aux stades terminaux de l'involution chez *A. pictus*, de telles gouttelettes lipidiques ont parfois été observées dans le noyau des cellules rétiniennes, ce qui n'est pas un fait exceptionnel ; en effet, d'après GHADIALLY (1975), l'inclusion lipidique est la plus commune de celles rencontrées dans les noyaux et la fréquence d'une telle inclusion augmente lorsque le nombre des gouttelettes lipidiques s'élève dans le cytoplasme.

4 - Les noyaux

Au cours des processus de dégénérescence, le noyau se modifie plus ou moins profondément. La pycnose caractérisée par une réduction du volume nucléaire et par la condensation de la chromatine est parfois suivie par la karyorrhexis. Dans ce cas, le noyau pycnotique se transforme en masses séparées, de grosseur variée, après rupture de l'enveloppe nucléaire (RIES et GERSCH, 1953 ; ANDRIES, 1977). La fin de ce déroulement dégénératif aboutit presque toujours la chromatolyse : "dissolution" de la chromatine dans le cytoplasme. En microscopie électronique, d'autres altérations ont été observées :

il s'agit soit de la "chromatin margination", soit de "l'homogenization" du noyau (GHADIALLY, 1975).

La pycnose est une forme de dégénérescence très souvent citée ; elle a été observée chez les Invertébrés [cf : chez les Insectes, les travaux de SCHARRER (1966) et ceux de FAIN-MAUREL et CASSIER (1969)] et chez les Vertébrés. Dans ce cas, un tel état dégénératif a été signalé chez *Triturus helveticus* (SENTEIN et TEMPLE, 1974) et dans le thymus du rat (LA PUSHIN et DE HARVEN, 1971). Lors de l'involution de l'organe photorécepteur d'*A. pictus*, cette forme de dégénérescence a été notée, mais elle n'a semble-t-il atteint qu'un nombre assez faible de noyaux. Par contre, la pycnose n'a pas été observée chez *S. amica* ce qui est probablement dû, comme nous le signalions précédemment, au fait que les yeux de *S. amica* sont moins altérés.

La karyolyse qui est une forme de dégénérescence beaucoup moins fréquente, a surtout été étudiée par TRUMP et Coll. (1975 a). Dans ce cas, il y a disparition de la chromatine, l'enveloppe nucléaire restant intacte. Chez *A. pictus*, il est tentant d'assimiler les noyaux clairs à des noyaux en karyolyse. En effet, ceux qui présentent un volumineux nucléole sont dépourvus de chromatine, à moins que cette importante masse dense que nous avons assimilée au nucléole ne corresponde à de la chromatine très condensée, comme cela a été illustré par GAS et NOAILLIAC-DEPEYRE (1976). Ceci nous paraît cependant peu probable, car l'évolution de ces noyaux clairs s'identifie assez bien à celle décrite par TRUMP et Coll. (1975 a).

Lors de l'involution de l'organe photorécepteur chez *A. pictus*, les deux types de dégénérescence, pycnose et karyolyse, ont été mis en évidence. Nous ne pouvons toutefois dire si un type de modification est fonction d'un type cellulaire (cellule sensorielle ou cellule pigmentaire). Elles possèdent toutes deux des granules pigmentaires et lors de la régression il est impossible de les différencier l'une de l'autre.

Au cours de l'involution de l'organe photorécepteur, certains noyaux ont présenté d'autres modifications. Plusieurs d'entre eux ont en effet eu tendance à se scinder en deux ou plusieurs parties, le nucléole restant toujours dans l'une d'entre elles. Il est difficile actuellement de donner une interprétation précise de ce processus ; on peut poser comme hypothèse que cette modification du noyau est en rapport avec une dédifférenciation cellulaire.

RESUME

- 1) Une diminution de la longueur du corps d'*A. pictus* et de *S. amica* fait disparaître les potentialités céphaliques du stolon et entraîne une involution des structures visuelles en cours de différenciation.

- 2) L'involution oculaire est marquée par la réduction puis la disparition des prolongements apicaux des cellules rétiniennes qui entraîne simultanément, chez *S. amica*, celle de la lentille. Il y a également rupture de la couche pigmentaire et, chez *A. pictus*, fragmentation de la lentille (corps dense sécrété).

- 3) Un tel désordre dans la structure de l'oeil est dû à de profondes altérations des cellules rétiniennes. On assiste à : la vacuolisation du réticulum endoplasmique, l'accumulation de gouttelettes lipidiques et la genèse de lysosomes. Des modifications sont à noter également au niveau des noyaux.

- 4) Chez *A. pictus*, l'involution de l'oeil de stolon semble essentiellement due à une dégénérescence de cellules en cours de différenciation. Toutefois, il semblerait qu'une dédifférenciation cellulaire puisse également intervenir.

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'organe photorécepteur des Invertébrés est généralement formé par la juxtaposition de cellules sensorielles et de cellules de soutien souvent appelées pigmentaires en raison des nombreux granules de pigment qu'elles renferment ; leurs extrémités distales forment parfois la lentille. La cellule sensorielle photoréceptrice se caractérise, par contre, par la présence d'un cil bien développé ou de nombreuses microvillosités. Dès 1963, EAKIN propose une théorie selon laquelle les photorécepteurs seraient séparés en deux lignées évolutives : l'une de nature ciliaire, l'autre rhabdomérique. Dans le premier cas, le photorécepteur se développe à partir d'une évagination ciliaire de la cellule sensorielle ; dans le second, il est formé directement à partir de la membrane cellulaire. Cette distinction n'a toutefois pas de caractère absolu ; une structure ciliaire a en effet été observée de plus en plus fréquemment parmi les microvillosités rhabdomériques. Aussi, depuis quelques années cette théorie est controversée. Pour VANFLETEREN et COOMANS (1976), l'organe photorécepteur est toujours initié par une formation ciliaire mais après la phase d'induction elle se réduit (type rhabdomérique) ou se développe (type ciliaire). Une gradation dans le développement du cil peut être observée chez les Annélides Polychètes. Les photorécepteurs passent insensiblement du type rhabdomérique au type ciliaire ; ils constituent alors des exceptions à la théorie d'EAKIN. Cependant, chez cette classe d'Annélides qui a la particularité de posséder en plus des ocelles cérébraux des structures visuelles dans différentes parties du corps, les photorécepteurs cérébraux appartiennent au type rhabdomérique tandis que le type ciliaire a été observé dans les ocelles des filaments branchiaux des *Sabellidae* ou dans les formations présumées photoréceptrices localisées dans les ganglions cérébroïdes des *Nereidae*.

Les raisons qui nous ont conduit à étudier les organes photorécepteurs des *Syllidae* sont nombreuses. Outre l'intérêt que présentait la comparaison des différents stades de développement des yeux selon les sous-familles, d'autres points méritaient de retenir notre attention. En effet, au moment de la reproduction, les formes épigames présentent un accroissement secondaire du volume oculaire tandis que certaines formes schizogames différencient au niveau du stolon de nouvelles structures visuelles (yeux de grande taille dans le segment céphalique ou taches oculaires à la base des cirres dorsaux des parapodes). En outre chez la plupart des Syllidiens, la différenciation de

structures oculaires peut survenir sur des individus adultes au cours de la régénération. Toutefois, lors de la stolonisation, l'organogenèse oculaire intervient au cours de la sexualisation alors que lors de la régénération elle peut, selon le niveau de l'amputation antérieure, se produire sur des individus qui entrent ou non en reproduction.

Au cours de ses observations réalisées en microscopie photographique, MALAQUIN (1893) signale l'existence de divers degrés dans le développement des yeux des Syllidiens. Aussi avons-nous entrepris une étude comparative, au niveau infrastructural, des yeux de plusieurs espèces de *Syllidae* appartenant à trois sous-familles différentes (*Syllinae*, *Autolytinae*, *Eusyllinae*).

Cette étude nous a permis de définir la structure fine de l'oeil, où trois parties peuvent être distinguées : la couche rétinienne constituée par les corps cellulaires des cellules sensorielles et de soutien, la couche pigmentaire où se regroupent les granules de pigment et la cavité oculaire localisée entre cette dernière et l'épiderme. Cette cavité renferme les prolongements apicaux des cellules rétinienne et parfois un corps dense sécrété à développement plus ou moins important.

Ainsi chez cette famille d'Annélides Polychètes nous avons pu mettre en évidence selon le degré de développement de la lentille sécrétée trois types d'organes photorécepteurs. Le premier, dépourvu de cette formation, se rencontre chez la majorité des *Syllinae* ; seuls les prolongements apicaux des cellules de soutien contribuent à la formation d'une lentille que nous avons qualifiée de "type cellulaire" par opposition à la précédente. Le second, s'observe chez les *Autolytinae* et *S. krohni* ; il présente une volumineuse lentille sécrétée formée de deux parties : l'une proximale, logée dans la cavité oculaire et l'autre, distale, qui s'étend vers la cuticule. Le troisième, décrit chez les *Eusyllinae*, possède également une lentille sécrétée mais entièrement incluse dans la cavité oculaire ; elle coexiste avec les prolongements apicaux de cellules de soutien qui sont bien développés.

L'étude des yeux de plusieurs autres espèces et en particulier de celles appartenant à la sous-famille des *Exogoninae* (non étudiée en raison de sa taille souvent inférieure à 5 mm) devra être réalisée prochainement pour tenter d'établir une corrélation éventuelle entre le type d'organe photorécepteur et la sous-famille.

L'étude comparative des yeux des *Syllidae* nous a également permis de décrire de façon précise les deux types cellulaires qui constituent cet organe et de définir leur disposition respective par rapport aux différentes couches de l'oeil. La morphologie de la cellule de soutien et en particulier celle du prolongement apical diffère selon l'importance de la lentille sécrétée ; par contre, l'aspect de la cellule sensorielle ne varie guère. Dans cette cellule, nous avons mis en évidence trois régions essentielles : le prolongement apical, le corps cellulaire et la fibre basale, prolongement d'une des parties du corps cellulaire qui se dirige vers les couches nerveuses sous-jacentes. Par contre, l'autre extrémité du corps cellulaire, fortement rétrécie au niveau de la cupule pigmentaire, correspond au col de cette cellule et se poursuit dans la cavité oculaire par une extrémité garnie de nombreuses microvillosités. Chez toutes les espèces étudiées nous avons observé dans le segment photorécepteur une formation ciliaire assez développée ; le cil rudimentaire se situe généralement à l'apex du prolongement photosensible.

Cette observation soulève le problème de l'existence d'une formation ciliaire parmi les microvillosités rhabdomériques. Il importait donc de savoir si cette formation participait à l'élaboration du prolongement apical. Aussi avons-nous entrepris l'étude du développement de l'oeil de *Stolon* et de l'oeil régénéré chez *S. amica*. Dès les premiers stades de l'organogenèse oculaire, des formations ciliaires ont été observées dans les cellules sensorielles en cours de différenciation. Cette présence plaide en faveur d'un rôle inducteur de ces structures (VANFLETEREN et COOMANS, 1976) mais il ne faut pas oublier que des formations ciliaires similaires s'observent aussi dans les cellules non différenciées, adjacentes à la cavité sous-cuticulaire et dans les cellules de soutien en cours de différenciation. Ces structures pourraient donc n'être qu'accidentelles (EAKIN, 1979). L'examen de stades très précoces, quoique rendu difficile en raison du très faible développement des prolongements apicaux nous semble nécessaire avant d'opter pour l'une ou l'autre de ces hypothèses.

L'étude du développement de l'oeil de stolon et de l'oeil régénéré nous a permis d'une part d'aborder le problème de l'hypertrophie oculaire et d'autre part de suivre la différenciation des deux types cellulaires qui les constituent.

Chez les Syllidiens, *S. amica* en particulier, la néoformation de l'oeil lors de la stolonisation et lors de la régénération n'entraîne pas de modification importante dans la structure fondamentale de cet organe. Nous avons toutefois remarqué que, lorsque l'organogenèse oculaire intervient sur des individus au repos sexuel la taille et l'infrastructure de l'oeil sont comparables à celles de l'oeil de souche. Par contre, lorsqu'elle se produit sur des individus qui entrent en reproduction (stolonisation ou régénération corrélative d'une sexualisation), les yeux subissent une hypertrophie due à un développement accru du volume des cellules rétiniennes et à une augmentation de leur nombre. Un accroissement similaire se produit également chez les Syllidiens épigames au moment de la reproduction.

Il est intéressant de rapprocher cette hypertrophie de celle qui survient au moment de l'épitoque chez les *Nereidae* (PFLUGFELDER, 1932 ; FISCHER et BRÖKELMANN, 1966). Dans tous les cas, l'accroissement de la taille est consécutif à une levée d'inhibition de nature endocrine et corrélatif de la sexualisation. Mais il faut remarquer que chez les *Nereidae* et les Syllidiens épigames, elle atteint un organe formé au moment de l'ontogenèse tandis que chez les Syllidiens schizogames elle apparaît sur un oeil néoformé, différencié secondairement après la métamorphose de la larve.

Nous avons pu montrer grâce à des expériences de castration aux rayons X que la régénération en absence de produits génitaux entraîne la différenciation d'yeux peu développés. L'étude infrastructurale nous a permis de confirmer que ces yeux s'apparentent bien à ceux de la souche et que leur faible développement n'est pas dû au fait qu'ils soient peu différenciés.

L'étude du développement de l'oeil nous a permis de suivre également l'évolution morphologique des deux types cellulaires qui le constituent et d'envisager des problèmes plus généraux tels

que le mode d'élaboration des granules pigmentaires, le rôle des microtubules et des microfilaments dans la morphogénèse, la présence de formations "paracristallines" dans les cellules sensorielles des yeux hypertrophiés des *Syllinae*.

Nous avons pu vérifier que deux structures morphologiquement identiques, en l'occurrence les prolongements apicaux des cellules sensorielles de l'oeil de stolon de *S. amica* et d'*A. pictus* se différencient selon le même modèle morphologique. Par contre, la cellule de soutien évolue différemment. Caractérisée par une sécrétion intense à l'origine de la formation d'une lentille proprement dite chez *A. pictus*, c'est par la différenciation d'un prolongement apical complexe qu'elle est à l'origine d'une lentille de "type cellulaire" chez *S. amica*.

Les granules pigmentaires dont nous n'avons pas pu établir avec certitude la nature (l'étude biochimique est difficilement réalisable en raison de la petite taille des organes visuels : environ 25 μm de diamètre chez *S. amica*) sembleraient se former à partir du réticulum endoplasmique. Il faudra néanmoins poursuivre cette étude, en essayant de montrer après action de la dihydroxyphénylalanine (DOPA) comment la tyrosinase s'associe aux prémélanosomes.

Le problème du rôle des microtubules et des microfilaments dans l'organogénèse oculaire reste posé. Il faudrait reprendre cette étude en recherchant en particulier l'action de la colchicine, de la vinblastine et de la cytochalasine B.

La signification fonctionnelle des "formations paracristallines" que nous avons pu observer dans les yeux des *Syllinae*, *S. amica* en particulier qui subissent un développement important (oeil de stolon ou oeil régénéré hypertrophié) reste inconnue.

L'étude de l'involution de l'oeil de stolon nous a permis d'aborder certains points relatifs à la dédifférenciation et à la dégénérescence cellulaire. Nous avons mis en évidence la vacuolisation du réticulum endoplasmique, l'accumulation de gouttelettes lipidiques et la genèse de lysosomes. Parmi les divers aspects des altérations nucléaires nous avons pu identifier avec certitude quelques noyaux en pycnose et assimiler certains autres à des noyaux

en karyolyse. Il s'est par contre avéré difficile de donner une interprétation précise à la scission des noyaux en deux ou plusieurs parties ; nous avons posé comme hypothèse que cette modification du noyau serait en rapport avec une dédifférenciation cellulaire.

En définitive, nous avons, au niveau infrastructural :

- précisé l'architecture des yeux des *Syllidae*, ce qui nous a permis de distinguer chez cette famille d'Annélides Polychètes trois types d'organes photorécepteurs ;
- établi une description précise des deux types cellulaires (cellules sensorielles et cellules de soutien) ;
- constaté l'hypertrophie des yeux différenciés au cours de la sexualisation et comparé ces derniers à ceux de la souche ;
- suivi la différenciation des cellules sensorielles et de soutien au cours de la stolonisation et au cours de la régénération et abordé des points plus particuliers tels que la présence d'une formation ciliaire parmi les microvillosités rhabdomériques, la présence de formations "paracristallines" dans les cellules sensorielles des yeux hypertrophiés des *Syllinae*, le mode d'élaboration des granules pigmentaires, le rôle des microtubules et des microfilaments dans l'organogenèse ;
- suivi les altérations des cellules rétiniennees qui entraînent plus ou moins rapidement la dégénérescence de ces cellules et l'invololution de l'oeil.

Outre les points qui n'ont pas été résolus au cours de ce travail, il conviendrait de rechercher l'influence du système nerveux de la tête néoformée sur la différenciation des organes photorécepteurs des *Syllidae*.

BIBLIOGRAPHIE

A

- ABELOOS (M.), 1950 - Régénération et stolonisation chez l'Annélide *Syllis prolifera* Krohn. C. R. Acad. Sci., 230, 1899-1900.
- ABELOOS (M.), 1955 - Le problème morphogénétique dans la régénération des Annélides Polychètes. Bull. Soc. Zool. France, 80, 228-256.
- ALLEN (E.J.), 1921 - Regeneration and reproduction in the Syllid *Procerastae*. Philos. Trans. Roy. Soc. London (Série B), 211, 131-177.
- ANDREWS, 1891 - On the eyes of *Polychaeta*. Zoolog. Anzeiger 31 août 1891.
- ANDRIES (J.-C.), 1975 - Différenciation et mort cellulaires au cours de la métamorphose mésentérique de la larve d'*Aeshna cyanea*. J. Microscopie, 24, 327-350.
- ANDRIES (J.-C.), 1977 - Dégénérescence, phagocytose et rejet cellulaire au niveau du mésentéron d'*Aeshna cyanea* (Insecte, Odonate); Biol. Cell., 29, 203-208.
- ARNOLD (J.M.), 1966 a - Squid lens development in compounds that affect microtubules. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole, 131, 383.
- ARNOLD (J.M.), 1966 b - On the occurrence of microtubules in the developing lens of the squid *Loligo pealii*. J. Ultrastruct. Res., 14, 534-539.
- ARNOLD (J.M.), 1967 - Fine structure of the development of the lens cephalopod. J. Ultrastruct. Res., 17, 527-543.

B

- BARBER (V.C.) et WRIGHT (D.E.), 1969 - The fine structure of the sense organs of the cephalopod mollusc *Nautilus*. Z. Zellforsch., 102, 293-312.

- BARNES (S.N.), 1974 - Fine structure of the photoreceptor of the Ascidian tadpole during development. *Cell Tiss. Res.*, 155, 27-45.
- BARNICOT (N.A.), BIRBECK (M.S.C.) et CUCKOW (F.W.), 1955 - The electron microscopy of human hair pigments. *Ann. hum. genet.*, 19, 231-249.
- BARNICOT (N.A.) et BIRBECK (M.S.C.), 1958 - The electron microscopy of human hair melanocytes and melanin granules. *In* : *Biology of hair growth*, eds Montagna (W.) et Ellis (R.A.), p. 239-253. New York : Academic Press.
- BASSOT (J.-M.), 1964 - Présence, dans les photocytes des Annélides *Polynoïnae*, d'une forme paracristalline de réticulum endoplasmique. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, 259, 1549-1552.
- BASSOT (J.-M.), 1966 - Une forme microtubulaire et paracristalline de réticulum endoplasmique dans les photocytes des Annélides *Polynoïnae*. *J. Cell. Biol.*, 31, 135-158.
- BASSOT (J.-M.) et NICOLAS (M.-T.), 1978 - Similar paracrystals of endoplasmic reticulum in the photoemitters and the photoreceptors of scale-worms. *Experientia*, 34, 726-728.
- BEAULATON (J.), 1967 - Localisation d'activités lytiques dans la glande prothoracique du ver à soie du chêne (*Antheraea pernyi* Guèr.) au stade prénympheal. II. Les vacuoles autolytiques (cytolysosomes). *J. Microsc.*, 6, 349-370.
- BERRILL (N.J.), 1952 - Regeneration and budding in worms. *Biol. Rev.*, 27, 401-438.
- BERTOLINI (B.), 1965 - The structure of the liver cells during the life cycle of a brook-lamprey (*Lampetra zanandreaei*). *Z. Zellforsch.*, 67, 297-318.
- BERTOUT (M.), 1976 - Spermatogenèse de *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Annélide Polychète). I. Evolution du cytoplasme et élaboration de l'acrosome. *J. Microsc. Biol. Cell.*, 25, 87-94.

- BESHARSE (J.C.) et BRANDON (R.A.), 1974 - Postembryonic eye degeneration in the troglobitic salamander *Typhlotriton spelaeus*. J. Morph., 144, 381-406.
- BESHARSE (J.C.) et HOLLYFIELD (J.G.), 1976 - Renewal of normal and degenerating photoreceptor outer segments in the ozark cave salamander. J. Exp. Zool., 198, 287-302.
- BESHARSE (J.C.) et HOLLYFIELD (J.G.), 1977 - Ultrastructural changes during degeneration of photoreceptors and pigment epithelium in the ozark cave salamander. J. Ultras. Res., 59, 31-43.
- BIRBECK (M.S.C.), 1963 - Electron microscopy of melanocytes : The fine structure of hair-bulb premelanosomes. Ann. N.Y. Acad. Sci., 100, 540-547.
- BIRBECK (M.S.C.), MERCER (E.H.) et BARNICOT (N.A.), 1956 - The structure and formation of pigment granules in human hair. Exp. Cell. Res., 10, 505-514.
- BIRBECK (M.S.C.) et BARNICOT (N.A.), 1959 - Electron microscopic studies of pigment formation in human hair follicles. In : Pigment cell biology, ed. Gordon (M.) p. 549-561. New York : Academic Press.
- BLAKE (J.A.), 1975 a - The larval development of Polychaeta from the northern california coast. I. *Cirriformia spirabrancha* (Family Cirratulidae). Trans. Amer. Microsc. Soc., 94, 179-188.
- BLAKE (J.A.), 1975 b - The larval development of Polychaeta from the northern california coast. II. *Nothria elegans* (Family Onuphidae). Ophelia, 13, 43-61.
- BLAKE (J.A.) et WOODWICK (K.H.), 1975 - Reproduction and larval development of *Pseudopolydora paucibranchiata* (Okuda) and *Pseudopolydora kempii* (Southern) (Polychaeta : Spionidae). Biol. Bull., 149, 109-127.
- BOCQUET (M.), 1973 - Contribution à l'étude de la structure fine de l'organe photorécepteur des *Syllidae* (Annélides Polychètes). Thèse de 3ème Cycle, Lille, 1-52.

- BOCQUET (M.), 1976 - Ultrastructure de l'organe photorécepteur d'*Au-
tolytus pictus* (Annélide Polychète). Etude chez la souche,
le stolon parvenu à maturité sexuelle et la tête régénérée.
J. Microsc. et Biol. Cell., 25, 61-66.
- BOCQUET (M.), 1977 - Etude ultrastructurale de l'organe photorécep-
teur d'*Odontosyllis ctenostoma* S/F *Eusyllinae* (Annélide
Polychète). J. Ultras. Res., 58, 210-217.
- BOCQUET (M.) et DHAINAUT-COURTOIS (N.), 1972 - L'infrastructure de
l'organe photorécepteur des *Syllidae* (Annélides Polychètes).
C. R. Acad. Sci., 274 D, 1689-1692.
- BOCQUET (M.) et DHAINAUT-COURTOIS (N.), 1973a - Structure fine de l'or-
gane photorécepteur des *Syllidae* (Annélides Polychètes).
I. Etude chez la souche et le stolon parvenu à maturité se-
xuelle. J. Microscopie, 18, 207-230.
- BOCQUET (M.) et DHAINAUT-COURTOIS (N.), 1973b - Structure fine de l'or-
gane photorécepteur des *Syllidae* (Annélides Polychètes).
II. Développement de l'oeil sur le stolon. J. Microscopie,
18, 231-246.
- BOILLY (B.), 1961 - Contribution à l'étude de la régénération anté-
rieure chez *Eusyllis blomstrandii* Malmgren (Annélide Poly-
chète). Bull. Soc. Zool. France, 86, 216-229.
- BOILLY (B.), 1968 - Etude ultrastructurale de l'évolution des tissus
impliqués dans la régénération céphalique et caudale de
Syllis amica Q. (Annélide Polychète). I. La dédifférenciation.
J. Microsc., 7, 865-876.
- BONNANFANT-JAIS (M.L.), 1975 - Morphologie de la glande lactée d'une
glossine, *Glossina austeni* Newst, au cours du cycle de ges-
tation. II. Aspects ultrastructuraux en période de repos
et au cours des gestations successives. J. Microsc. Biol.
cell., 24, 295-314.
- BRANDENBURGER (J.L.), 1975 - Two new kinds of retinal cells in the
eye of a snail, *Helix aspersa*. J. Ultras. Res., 50, 216-
230.

BYERS (B.) et PORTER (K.R.), 1964 - Oriented microtubules in elongating cells of the developing lens rudiment after induction. Proc. Nat. Acad. Sci. Wash., 52, 1091-1099.

C

CAMERON (D.A.), PASCHALL (H.A.) et ROBINSON (R.A.), 1967 - Changes in the fine structure of bone cells after the administration of parathyroid extract. J. cell. biol., 33, 1-14.

CARRICABURU (P.) et KERNEIS (A.), 1975 - Dioptrique des yeux de quelques Annélides Polychètes. Vision Res., 15, 123-127.

CAZAUX (C.), 1975 - Reproduction et développement larvaire de *Phyllodoce laminosa* Savigny 1818 (Annélide Polychète). Cah. Biol. Mar., 16, 541-549.

CHAIGNEAU (J.), 1971 - L'organe de Bellonci du crustacé Isopode *Sphaeroma serratum* (Fabricius). Ultrastructure et signification. Z. Zellforsch. 112, 166-187.

CLARK (A.W.), 1965 - In BASSOT, 1966.

CLARK (R.B.), 1955 - The posterior lobes of the brain of *Nephtys* and the mucus glands of the prostomium. Quart. J. Microsc. Sci., 96, 545-565.

CLARK (S.L. Jr), 1957 - Cellular differentiation in the kidneys of newborn mice studied with the electron microscope. J. Biophysic. and Biochem. Cytol., 3, 349-362.

CORBIERE-TICHANE (G.), 1977 - Photorécepteurs extraoculaires chez les Invertébrés. Vision Res., 17, 459-462.

D

- DALTON (A.J.), 1959 - Organization in benign and malignant cells. Lab. Invest., 8, 510-537.
- DE DUVE (C.) et WATTIAUX (R.), 1966 - Functions of lysosomes. Ann. Rev. Physiol., 28, 435-492.
- DE QUATREFAGES (A.), 1850 - Etudes sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés. Mémoire sur la famille des Polyophtalmiens (*Polyophtalmea* nob.). Ann. Sci. nat., Série III, 13, 1-24.
- DHAINAUT-COURTOIS (N.), 1965 - Sur la présence d'un organe photorécepteur dans le cerveau de *Nereis pelagica* L. (Annélide Polychète). C. R. Acad. Sci., 261, 1085-1088.
- DHAINAUT-COURTOIS (N.), 1968 - Etude histologique et ultrastructurale des cellules nerveuses du ganglion cérébral de *Nereis pelagica* L. (Annélide Polychète). Comparaison entre les types cellulaires I-VI et ceux décrits antérieurement chez les *Nereidae*. Gen. comp. Endocr., 11, 414-443.
- DHAINAUT-COURTOIS (N.), 1970 - Contribution à l'étude morphologique des processus sécrétoires dans le système nerveux central et au niveau de la glande infracérébrale des *Nereidae* (Annélides Polychètes). Thèse de Doctorat Sci. Nat., Lille, 1-191.
- DHAINAUT-COURTOIS (N.), 1972 - Etude en microscopie électronique et en fluorescence des médiateurs chimiques du système nerveux des *Nereidae* (Annélides Polychètes). Z. Zellforsch., 126, 90-103.
- DORSETT (D.A.) et HYDE (R.), 1968 - The fine structure of the lens and photoreceptors of *Nereis virens*. Z. Zellforsch., 85, 243-255.

- DOYLE (W.L.), 1977 - Cytological changes in chloride cells following altered ionic media. J. exp. zool., 199, 427-434.
- DUBOIS (P.), TACHON (G.) et LI (J.Y.), 1976 - Les lysosomes au cours de la différenciation des cellules antéhypophysaires chez le foetus humain. Ann. Histochem., 21, 23-33.
- DU BUY (H.G.), WOODS (M.W.), BURK (D.) et LACKEY (M.D.), 1949 - Enzymatic activities of isolated amelanotic and melanotic granules of mouse melanomas and a suggested relationship to mitochondria. J. Nat. Cancer Inst., 9, 325-336.
- DUPONCHELLE (F.), 1973 - Contribution à l'étude des jonctions neuromusculaires et du système stomatogastrique des *Nereidae* (Annélides Polychètes). D.E.A., Lille, 1-29.
- DURAND (J.-P.), 1976 - Ocular development and involution in the european cave salamander, *Proteus anguinus* Laurenti. Biol. Bull., 151, 450-466.
- DURAND (J.-P.), 1979 - Aspects ultrastructuraux des mécanismes de la rudimentation rétinienne chez l'*Anoptichthys* adulte, forme cavernicole aveugle de l'*Astyanax mexicanus* (Characidae, Pisces). Can. J. Zool., 57, 196-205.
- DURCHON (M.), 1950 - Maturation génitale précoce, stolonisation et polycéphalie par suppression de la région antérieure chez un Syllidien. C.R. Acad. Sci., 230, 2236-2237.
- DURCHON (M.), 1952 - Recherches expérimentales sur deux aspects de la reproduction chez les Annélides Polychètes : l'épitoque et la stolonisation. Ann. Sc. nat. Zool. et Biol. Animale, 14, 119-206.
- DURCHON (M.), 1959 - Contribution à l'étude de la stolonisation chez les Syllidiens (Annélides Polychètes). I. *Syllinae*. Bull. Biol. France et Belgique, 93, 155-219.
- DURCHON (M.), 1967 - L'endocrinologie des vers et des Mollusques. Eds Masson et Cie, Paris.
- DURCHON (M.) et WISSOCQ (J.-C.), 1962 - Involution expérimentale de la tête stoloniale chez *Autolytus pictus* (Annélide Polychète). C. R. Soc. Biol., 156, 666-668.

- DURCHON (M.) et WISSOCQ (J.-C.), 1964 - Contribution à l'étude de la stolonisation chez les Syllidiens (Annélides Polychètes). II. *Autolytinae*. Ann. Sci. Natur., Zool., Paris, 6, 159-212.
- DUSTIN (P. Jr), 1972 - Microtubules et microfilaments : leur rôle dans la dynamique cellulaire. Arch. Biol. (Liège), 83, 419-480.
- DUSTIN (P.), 1978 - Microtubules. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- D'UVA (V.), 1968 - A particular array of cytomembranes in hypothalamic neurosecretory cells of lizard. Fourth European Regional Conference on Electron Microscopy (Rome), 245-246.

E

- EAKIN (R.M.), 1963 - Lines of evolution of photoreceptors. In : General Physiology of Cell Specialization. eds Mazia D. et Tyler A. p. 393-425. New York : Mac Graw-Hill.
- EAKIN (R.M.), 1965 - Evolution of photoreceptors. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol., 30, 363-370.
- EAKIN (R.M.), 1966 - Differentiation in the embryonic eye of *Peripatus* (Onychophora). Sixth Intern. Congress for Elect. Micr., Kyoto, 507-508.
- EAKIN (R.M.), 1968 - Evolution of photoreceptors. In : Evolutionary Biology, 2, New York : Appleton-Century-Crofts.
- EAKIN (R.M.), 1972 - Structure of invertebrate photoreceptors. Hb. Sensory Physiology, VII/1 (Photochemistry of Vision). Ed. Dartnall H.J.A.
- EAKIN (R.M.), 1979 - Evolutionary significance of photoreceptors. In Retrospect. Amer. Zool., 19, 647-653.
- EAKIN (R.M.) et WESTFALL (J.A.), 1964 - Further observations on the fine structure of some invertebrate eyes. Z. Zellforsch., 62, 310-332.

- EAKIN (R.M.) et WESTFALL (J.A.), 1965 - Fine structure of the eye of *Peripatus* (Onychophora). *Z. Zellforsch.*, 68, 278-300.
- EAKIN (R.M.) et BRANDENBURGER (J.L.), 1967 - Differentiation in the eye of a pulmonate snail *Helix aspersa*. *J. Ultrastruct. Res.*, 18, 391-421.
- EAKIN (R.M.) WESTFALL (J.A.) et DENNIS (M.J.), 1967 - Fine structure of the eye of a nudibranch mollusc, *Hermisenda crassicornis*. *J. Cell. Sci.*, 2, 349-358.
- EAKIN (R.M.) et FERLATTE (M.M.), 1973 - Studies on eye regeneration in a snail *Helix aspersa*. *J. exp. Zool.*, 184, 81-96.
- EAKIN (R.M.) et BRANDENBURGER (J.L.), 1975 - Retinal differences between light-tolerant and light-avoiding slugs (Mollusca : Pulmonata). *J. Ultras. Res.*, 53, 382-394.
- EAKIN (R.M.), MARTIN (G.G.) et REED (C.T.), 1977 - Evolutionary significance of fine structure of Archannelid eyes. *Zoomorphologie*, 88, 1-18.
- ECKELBARGER (K.J.) et CHIA (F.S.), 1976 - Scanning electron microscopic observations of the larval development of the reef-building polychaete *Phragmatopoma lapidosa*. *Can. J. Zool.*, 54, 2082-2088.
- EGUCHI (E.), NAKA (K.), KUWABARA (M.), 1962 - The development of the rhabdom and the appearance of the electrical response in the insect eye. *J. Gen. Physiol.*, 46, 143-157.
- ERICSSON (J.L.E.), 1969 - Mechanism of cellular autophagy. In : *Lysosomes in Biology and Pathology*, eds Dingle J.T. et Fell H.B. (North Holland Publishing Co., Amsterdam, London. p. 345-394.
- ERMAK (T.H.) et EAKIN (R.M.), 1976 - Fine structure of the cerebral and pygidial ocelli in *Chone ecaudata* (Polychaeta : Sabellidae). *J. Ultras. Res.*, 54, 243-260.
- ESAU (K.) et GILL (R.H.), 1971 - Aggregation of endoplasmic reticulum and its relation to the nucleus in a differentiating sieve element. *J. Ultras. Res.*, 34, 144-158.

F

- FAIN-MAUREL (M.A.) et CASSIER (P.), 1969 - Etude infrastructurale des glandes de mue de *Locusta migratoria migratorioides* (R. et F.). II. Analyse morphologique des étapes de la dégénérescence chez les imagos grégaires. Arch. Zool. exp. gen., 110, 91-126.
- FAIN-MAUREL (M.A.) et CASSIER (P.), 1972 - Sur une nouvelle modalité de l'agencement en "cotte de mailles" du réticulum endoplasmique. J. Microsc., 14, 121-124.
- FISCHER (A.), 1963 - Über den Bau und die hell-dunkel-Adaptation der Augen des Polychäten *Platynereis dumerilii*. Z. Zellforsch., 61, 338-353.
- FISCHER (A.) et BRÖKELMANN (J.), 1965 - Morphology and structural changes of the eye of *Platynereis dumerilii* (Polychaeta). In : The structure of the eye. II. Symposium (ed. Rohen J.W.), Stuttgart : F.K. Schattauer Verlag.
- FISCHER (A.) et BRÖKELMANN (J.), 1966 - Das Auge von *Platynereis dumerilii* (Polychaeta) sein Feinbau im ontogenetischen und adaptiven Wandel. Z. Zellforsch., 71, 217-244.
- FITZPATRICK (T.B.), MIYAMOTO (M.) et ISHIKAWA (K.), 1967 - The evolution of concepts of melanin biology. In : Advances in biology of skin, vol. VIII : The pigmentary systems. eds Montagna (W.) et Hu (F.) p. 1-30. Oxford : Pergamon Press.
- FRANKE (W.W.) et SCHEER (U.), 1971 - Some structural differentiations in the Hela cell: heavy bodies, annulate lamellae, and cotte de maillet endoplasmic reticulum. Cytobiol., 4, 317-329.

G

- GAS (N.) et NOAILLIAC-DEPEYRE (J.), 1976 - Studies on intestinal epithelium involution during prolonged fasting. J. Ultras. Res., 56, 137-151.
- GHADIALLY (F.N.), 1975 - Ultrastructural pathology of the cell. A text and atlas of physiological and pathological alterations in cell fine structure. Butterworths London and Boston. p. 1-543.
- GOMORI (G.), 1952 - Microscopic histochemistry, principles and practice. University of Chicago Press, Chicago.
- GREEF, 1875 - Über die Augen, insbesondere die Retina der Alciopiden. Sitz. der Ges. zur Beforderung. d. g. Naturw. Marburg, 10.

H

- HELMINEN (H.J.) et ERICSSON (J.L.E.), 1968 - Studies on mammary gland involution. III. Alterations outside auto- and heterophagocytic pathways for cytoplasmic degradation. J. Ultras. Res., 25, 228-239.
- HERMANS (C.O.), 1969 - Fine structure of the segmental ocelli of *Armandia brevis* (Polychaeta : Opheliidae). Z. Zellforsch., 96, 361-371.
- HERMANS (C.O.) et CLONEY (R.A.), 1966 - Fine structure of the prostomial eyes of *Armandia brevis* (Polychaeta : Opheliidae). Z. Zellforsch., 72, 583-596.
- HERMANS (C.O.) et EAKIN (R.M.), 1974 - Fine structure of the eyes of an Alciopid polychaete, *Vanadis tagensis* (Annelida). Z. Morph. Tiere, 79, 245-267.
- HERPIN (R.), 1926 - Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques Annélides Polychètes. Bull. Soc. Sci. Nat. de l'Ouest de la France. 4° série, T 5, 1-250.

- HESSE (R.), 1899 - Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. V. Die Augen polychäter Anneliden. Z. Wiss. Zool., 65, 446-516.
- HOFMANN (D.K.), 1975 - Prostomial regeneration in the polychaete *Platynereis dumerilii* (Audouin et Milne-Edwards) (Annelida). Wilhelm roux' Arch. Entwickl. Mech. Org., 177, 309-322.
- HOLBOROW (P.L.), LAVERACK (M.S.) et BARBER (V.C.), 1969 - Cilia and other surface structures of the trocophore of *Harmothoe imbricata* (Polychaeta). Z. Zellforsch., 98, 246-261.
- HOME (E.M.), 1972 - Centrioles and associated structures in the retinula cells of insect eyes. Tissue & Cell, 4, 227-234.
- HOME (E.M.), 1975 - Ultrastructural studies of development and light-dark adaptation of the eye of *Coccinella septempunctata* L., with particular reference to ciliary structures. Tissue & Cell., 7, 703-722.
- HOURDRY (J.), 1968 - Données cytologiques et cytochimiques sur l'évolution des lysosomes. Ann. Biol., 7, 485-512.
- HOURDRY (J.), 1969 - Remaniements ultrastructuraux de l'épithélium intestinal chez la larve d'un Amphibien anoure en métamorphose, *Alytes obstetricans* Laur. I. Phénomènes histolytiques. Z. Zellforsch., 101, 527-554.
- HOURDRY (J.), 1974 - Mise en évidence d'une activité phosphatasique acide dans les cellules animales et problèmes posés par cette visualisation. J. Microscopie, 21, 245-252.
- HRUBAN (Z.), SPARGO (B.), SWIFT (H.), WISSLER (R.W.) et KLEINFELD (R.G.), 1963 - Focal cytoplasmic degradation. Amer. J. Pathol., 42, 657-683.
- HUGHES (H.P.I.), 1976 - Structure and regeneration of the eyes of strombid gastropods. Cell Tiss. Res., 171, 259-271.

I

IDE (C.), 1972 - The development of melanosomes in the pigment epithelium of the chick embryo. *Z. Zellforsch.*, 131, 171-186.

J

JUBERTHIE (C.) et MUNOZ-CUEVAS (A.), 1973 - Présence de centriole dans la cellule visuelle de l'embryon d'*Ischyropsalis luteipes* (Arachnides, Opilions). *C. R. Acad. Sci.*, 276 D, 2537-2539.

JURAND (A.) et PAVAN (C.), 1975 - Ultrastructural aspects of histolytic processes in the salivary gland cells during metamorphic stages in *Rhynchosciara hollaenderi* (Diptera, Sciaridae). *Cell. Diff.*, 4, 219-236.

K

KERNEIS (A.), 1966 - Photorécepteurs du panache de *Dasychone bombyx* (Dalyell) Annélides Polychètes. Morphologie et ultrastructure. *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, 263 D, 653-656.

KERNEIS (A.), 1968 a - Ultrastructure de photorécepteurs de *Dasychone* (Annélides Polychètes Sabellidae). *J. Microscopie*, 7, 40 a.

KERNEIS (A.), 1968 b - Nouvelles données histochimiques et ultrastructurales sur les photorécepteurs "branchiaux" de *Dasychone bombyx* Dalyell (Annélide Polychète). *Z. Zellforsch.*, 86, 280-292.

KERNEIS (A.), 1971 - Etudes histologique et ultrastructurale des organes photorécepteurs du panache de *Potamilla reniformis* (O.F. Müller), Annélide Polychète). *C. R. Acad. Sci. (Paris)*, 273 D, 372-375.

- KERNEIS (A.), 1975 - Etude comparée d'organes photorécepteurs de Sabellidae (Annélides Polychètes). J. Ultras. Res., 53, 164-179.
- KISHIDA (Y.), 1967 - Electron microscopic studies on the planarian eye. II. Fine structures of the regenerating eye. Sci. Rep. Kanazawa Univ., 12, 111-142.
- KRASNE (F.B.) et LAWRENCE (P.A.), 1966 - Structure of the photoreceptors in the compound eyespots of *Branchiomma vesiculosum*. J. Cell. Sci., 1, 239-248.

L

- LA PUSHIN (R.W.) et DE HARVEN (E.), 1971 - A study of gluco-corticosteroid-induced pyknosis in the thymus and lymph node of the adrenalectomized rat. J. Cell. Biol., 50, 583-597.
- LERCHE (W.) et WULLE (K.G.), 1967 - Über die Genese der Melaningranula in der embryonalen menschlichen Retina. Z. Zellforsch. Mikroskop. Anat., 76, 452-457.
- LOCKET (N.A.), 1973 - Retinal structure in *Latimeria chalumnae*. Phil. Trans. R. Soc. (London), B 266, 493-521.

M

- MALAQUIN (A.), 1893 - Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, anatomie, reproduction, développement. Mém. Soc. Sc. Agr. Arts, Lille, 4^o série, 18, 1-477.
- MANARANCHE (R.), 1968 - Sur la présence de cellules d'allure photoréceptrice dans le ganglion cérébroïde de *Glycera convoluta* (Annélide Polychète). J. Microscopie, 7, 44 a.

- MANARANCHE (R.), 1971 - Ultrastructure de cellules d'allure photoréceptrice dans le ganglion cérébroïde de *Glycera convoluta* K. (Annélide Polychète). *J. Microscopie*, 3, 433-440.
- MAUL (G.G.), 1969 - Golgi-melanosome relationship in human melanosoma *in vitro*. *J. Ultras. Res.*, 26, 163-176.
- MAUL (G.G.) et BRUMBAUGH (J.A.), 1971 - On the possible function of coated vesicles in melanogenesis of the regenerating fowl feather. *J. Cell Biol.*, 48, 41-48.
- MEIROWSKI (E.) et FREEMAN (L.W.), 1951 - Chromatin-melanin relationships in malignant melanoma. *J. Invest. Dermatol.*, 16, 257-260
- MEYER (E.), 1882 - Zur Anatomie und Histologie von *Polyopthalmus pictus* Clap. *Arch. mikr. Anat.*, 21, 769-825.
- MILLER (F.) et PALADE (G.E.), 1964 - Lytic activities in renal protein absorption droplets. An electron microscopical cytochemical study. *J. Cell Biol.*, 23, 519-552.
- MISHIMA (Y.), MEVORAH (B.L.) et SHAUB (F.F.), 1962 - Electron microscopy of melanin synthesis in intradermal nervous cell. *J. Invest. Dermatol.*, 39, 369-372.
- MISHIMA (H.), HASEBE (H.) et FUJITA (H.), 1978 - Melanogenesis in the retinal pigment epithelial cell of the chick embryo. Dopa-reaction and electron microscopic autoradiography of ³H-dopa. *Invest. Ophthalm. Visual Sci.*, 17, 403-411.
- MOE (H.) et BEHNKE (O.), 1962 - Cytoplasmic bodies containing mitochondria, ribosomes, and rough surfaced endoplasmic membranes in the epithelium of small intestine of newborn rats. *J. Cell Biol.*, 13, 168-171.
- MOE (H.), ROSTGAARD (J.) et BEHNKE (O.), 1965 - On the morphology and origin of virgin lysosomes in the intestinal epithelium of the rat. *J. Ultras. Res.*, 12, 396-403.
- MOYER (F.H.), 1961 - Electron microscopic observations on the origin, development and genetic control of melanin granules in the mouse eye. *In* : The structure of the eye, ed. Smelser (G.K.), p. 469-486. New York : Academic Press.

MUNOZ-CUEVAS (A.), 1975 a - Aspects ultrastructuraux de la différenciation et de l'organisation de la rétine chez les opilions (Arachnida). Proc. 6th Int. Arachn. Congr., 129-132.

MUNOZ-CUEVAS (A.), 1975 b - Modèle ciliaire de développement du photorécepteur chez l'opilion *Ischyropsalis luteipes* (Arachnida). C. R. Acad. Sci., 280 D, 725-727.

N

NGUYEN H. ANH (J.), 1971 - Les corps myéloïdes de l'épithélium pigmentaire rétinien. I. Répartition, morphologie et rapports avec les organites cellulaires. Z. Zellforsch., 115, 508-523.

NGUYEN-LEGROS (J.), 1975 - A propos des corps myéloïdes de l'épithélium pigmentaire de la rétine des Vertébrés. J. Ultras. Res., 53, 152-163.

NICOLAS (M.T.), 1977 - Bioluminescence des élytres d'*Acholoe*. V. Les principales étapes de la régénération. Arch. Zool. exp. gén., 118, 103-120.

NOVIKOFF (A.B.), ALBALA (A.) et BIEMPICA (L.), 1968 - Ultrastructural and cytochemical observations on B-16 and Harding-Passey mouse melanosomas (The origin of premelanosomes and compound melanosomes). J. Histochem. Cytochem., 16, 299-319.

0

- OKADA (Y.K.), 1929 - Regeneration and fragmentation in the Syllidian Polychaetes. Roux' Archiv. entw. Mech. Organ., 115, 542-600.
- OKADA (Y.K.), 1934 - Formation de têtes dans la stolonisation des Polychètes Syllidiens. Bull. Soc. Zool. France, 59, 378-405.
- ÖHMAN (P.), 1974 - Fine structure of the retinal pigment epithelium of the river Lamprey (*Lampetra fluviatilis*, Cyclostomi). Acta Zool., Stockh., 55, 245-253.

P

- PAVANS DE CECCATTY (M.), BASSOT (J.-M.), BILBAUT (A.) et NICOLAS (M.-T.), 1972 - Genèse des paracrystaux photogènes et de leurs structures d'excitation, dans les cellules de l'élytre d'*Acholoe astericola* Delle Ch. C. R. Acad. Sci. (Paris), 275 D, 2363-2366.
- PAVANS DE CECCATTY (M.), BASSOT (J.-M.), BILBAUT (A.) et NICOLAS (M.-T.), 1977 - Bioluminescence des élytres d'*Acholoe*. I. Morphologie des supports structuraux. Biol. Cell., 28, 57-64.
- PERRY (M.M.), 1968 - Further studies on the development of the eye of *Drosophila melanogaster*. I. The ommatidia. J. Morph., 124, 227-248.
- PFLUGFELDER (O.), 1932 - Über den feineren Bau der Augen freilebender Polychäten. Z. wiss. Zool., 142, 540-586.
- PIATIGORSKY (J.), 1975 - Lens cell elongation *in vitro* and microtubules. Ann. New York Acad. Sci., 253, 333-347.

PORTER (K.R.), 1966 - Cytoplasmic microtubules and their fonctions.
In : Ciba Foundation Symposium on Principles of Biomolecular Organization, 308-345, London : J. and A. Churchill.

R

REYNOLDS (F.S.), 1963 - The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol., 17, 208-212.

RIES (E.) et GERSCH (M.), 1953 - Biologie der Zelle. Leipzig, B.G. Teubner Verlagsgesellschaft.

S

SALVINI-PLAWEN (L.V.) et MAYR (E.), 1977 - On the evolution of photoreceptors and eyes. In : Evolutionary Biology, 10, 207-263, M.K. Hecht, W.C. Steere and W. Wallace (eds), Plenum Publishing Corporation, New York.

SCARSSO (V.F.) et DE IRALDI (A.P.), 1973 - On the regeneration of the eye in *Helix aspersa* and *Cryptomphallus aspersa*. Z. Zellforsch., 142, 63-68.

SCHARRER (B.), 1966 - Ultrastructural study of the regressing prothoracic glands of Blattarian insects. Z. Zellforsch., 69, 1-21.

SEIFERT (K.), 1973 - Über eine unbekannte Membrandifferenzierung in Zellen des Jacobsonschen Organs der Katze. Z. Zellforsch., 140, 583-586.

- SEIJI (M.), FITZPATRICK (T.B.) et BIRBECK (M.S.C.), 1961 - The melanosome :
A distinctive subcellular particle of mammalian melanocytes and
the site of melanogenesis. J. Invest. Dermatol., 36, 243-252.
- SEIJI (M.) et IWASHITA (S.), 1963 - Intracellular localization of tyrosinase
in melanocyte. J. Biochem., 54, 103-106.
- SEIJI (M.), FITZPATRICK (T.B.), SIMPSON (R.T.) et BIRBECK (M.S.C.), 1963 a -
Chemical composition and terminology of specialized organelles
(melanosomes and melanin granules) in mammalian melanocytes.
Nature (Lond.), 197, 1082-1084.
- SEIJI (M.), SHIMAO (K.), BIRBECK (M.S.C.) et FITZPATRICK (T.B.), 1963 b - Sub-
cellular localization of melanin biosynthesis. Ann. N.Y. Acad. Sci.,
100, 497-533.
- SELMAN (G.G.) et JURAND (A.), 1964 - An electron microscope study of the en-
doplasmic reticulum in newt notochord cells after disturbance with
ultrasonic treatment and subsequent regeneration. J. Cell Biol.,
20, 175-183.
- SENTEIN (P.) et TEMPLE (D.), 1974 - Etude au microscope électronique de la
dégénérescence pycnotique dans les spermatogonies de *Triturus hel-*
veticus Razoumowsky. Arch. biol. (Bruxelles), 85, 151-171.
- SINGLA (C.L.), 1975 - Ultrastructure of the eyes of *Arctonoë vittata* Grube
(Polychaeta, Polynoidae). J. Ultras. Res., 52, 333-339.
- SMITH (R.D.) et DEINHARDT (F.), 1968 - Unique cytoplasmic membranes in rous
sarcoma virus-induced tumors of a subhuman primate. J. Cell Biol.,
37, 819-823.
- SPIES (R.B.), 1975 - Structure and function of the head in Flabelligerid
Polychaetes. J. Morph., 147, 187-208.
- SPITZNAS (M.), 1971 - Morphogenesis and nature of the pigment granules in the
adult human retinal pigment epithelium. Z. Zellforsch., 122, 378-
388.
- STANKA (P.), 1971 - Elektronenmikroskopische Untersuchung über die Prämelano-
somenentstehung im retinalen Pigmentepithel von Hühnerembryonen.
Z. Zellforsch., 112, 120-128.

- STANKA (P.), KINZEL (V.) et MOHR (U.), 1969 - Elektronenmikroskopische Untersuchung über die Prämelanosomenentstehung an Melanomzellen *in vitro*. Virchows Arch. abt. B Zellpath., 2, 91-102.
- STARKE (F.J.) et NOLTE (A.), 1970 - Tubulikörper im Zytoplasma der Spermatischen von *Planorbarius corneus* L. (Basommatophora). Z. Zellforsch., 105, 210-221.
- SUCH (J.), 1969 - Sur la présence de structures évoquant des ébauches ciliaires abortives dans les cellules rétinienne du jeune embryon de *Carausius morosus* Br., C. R. Acad. Sci., 268 D, 948-949.
- SUCH (J.), 1978 - Embryologie ultrastructurale de l'ommatidie chez le phasme *Carausius morosus* Br. (Phasmida : Lonchodidae) : Morphogenèse et cytodifférenciation. Int. J. Insect Morphol. & Embryol., 7, 165-183.

T


- THIERY (J.-P.), 1967 - Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. J. Microscopie, 6, 987-1018.
- TRUMP (B.F.), GOLDBLATT (P.J.) et STOWELL (R.E.), 1965 a - Studies of mouse liver necrosis *in vitro*. Ultrastructural and cytochemical alterations in hepatic parenchymal cell nuclei. Lab. Invest., 14, 1969-1999.
- TRUMP (B.F.), GOLDBLATT (P.J.) et STOWELL (R.E.), 1965 b - Studies of necrosis *in vitro* of mouse hepatic parenchymal cells. Ultrastructural alterations in endoplasmic reticulum, Golgi apparatus, plasma membrane, and lipid droplets. Lab. Invest., 14, 2000-2028.

V

- VANFLETEREN (J.R.) et COOMANS (A.), 1976 - Photoreceptor evolution and phylogeny. Z. Zool. Syst. Evolu.forsch, 14, 157-169.
- VERGER-BOCQUET (M.), 1977 - Ultrastructure de l'organe photorécepteur d'*Autolytus pictus* (Annélide Polychète). Formation de l'oeil du stolon. Biol. Cell., 30, 65-72.
- VERGER-BOCQUET (M.), 1979a - Etude expérimentale de la régénération céphalique et étude infrastructurale de l'oeil régénéré chez *Syllis amica* (Annélide Polychète). Arch. Biol. (Bruxelles), 90, 23-41.
- VERGER-BOCQUET (M.), 1979b - Modifications ultrastructurales observées lors de l'involution de l'oeil du stolon d'*Autolytus pictus* (Annélide Polychète). J. Ultras. Res., 67, 243-254.
- VERNET (G.), 1972 - Ultrastructure des photorécepteurs de *Lineus ruber* (O.F. Müller) (Hétéronémertes Lineidae). II. Morphogénèse des granules pigmentaires de la cupule pigmentaire de l'oeil en régénération. Z. Zellforsch., 134, 245-254.
- VERNET (G.), 1974 - Contribution à l'étude du pigment de quelques *Lineidae* (Hétéronémertes). Recherches sur la différenciation biochimique et morphologique des cellules pigmentaires de l'oeil au cours de la régénération et du développement embryonnaire. Rôle des différents pigments. Thèse de Doctorat Sci. Nat., Reims, 1-189.

W

- WACHMANN (E.) et HENNIG (A.), 1974 - Centriolen in der Entwicklung der Retinulazellen von *Megachile rotundata* (F.) (Hymenoptera, Apidae). Z. Morph. Tiere, 77, 337-344.

- WADDINGTON (C.H.) et PERRY (M.M.), 1960 - The ultrastructure of the developing eye of *Drosophila*. Proc. Roy. Soc. (Biol.), 153, 155-178.
- WELLINGS (S.R.) et SIEGEL (B.V.), 1959 - Role of Golgi apparatus in the formation of melanin granules in human malignant melanoma. J. Ultras. Res., 3, 147-154.
- WELSCH (U.) et STORCH (V.), 1969 - Über das Osphradium der prosobranchen Schnecken *Buccinum undatum* L. und *Neptunea antiqua* (L.). Z. Zellforsch., 95, 317-330.
- WHITTLE (A.C.), 1976 - Reticular specializations in photoreceptors : a review. Zoologica Scripta, 5, 191-206.
- WHITTLE (A.C.) et GOLDING (D.W.), 1974 - The fine structure of prostomial photoreceptors in *Eulalia viridis* (Polychaeta : Annelida). Cell Tiss. Res., 154, 379-398.
- WISSOCQ (J.-C.), 1970 - Evolution de la musculature longitudinale dorsale et ventrale au cours de la stolonisation de *Syllis amica* Quatr. (Annélide Polychète). II. La différenciation. J. Microscopie, 9, 1049-1074.
- WOODS (M.W.), DU BUY (H.G.), BURK (D.) et HESSELBACH (M.L.), 1949 - Cytological studies on the nature and cytoplasmic particulates in the cloudman S 91 mouse melanoma, the derived algire S 91 A partially amelanotic melanoma and the Harding-Passey mouse melanoma. J. Nat. Cancer Inst., 9, 311-323.
- 
- ZAHID (Z.R.) et GOLDING (D.W.), 1974 - Structure and ultrastructure of the central nervous system of the Polychaete *Nephtys*, with special reference to photoreceptor elements. Cell Tiss. Res., 149, 567-576.