
BULLETIN MENSUEL

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE DE LYON

FONDÉE EN 1822

RECONNUE D'UTILITE PUBLIQUE PAR DECRET DU 9 AOUT 1937

des SOCIÉTÉS BOTANIQUE DE LYON, D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON
REUNIES

et de leurs GROUPES REGIONAUX : ROANNE, VALENCE, etc

Siège Social et Secrétariat Général : 33, rue Bossuet, Lyon (6^{me})

Trésorier : M. P. OMISOS, 9, cours du Docteur-Long, Lyon (3^e)

ABONNEMENT ANNUEL : France et Union 9 N.F. — C.C.P. Lyon 101-98
Etranger 10 N.F.
Scolaires 4,50 N.F.

HISTO-PHYSIOLOGIE DES CORRELATIONS NEURO-HORMONALES LORS DU CYCLE SEXUEL DE GUNDLACHIA SP.

par J. WAUTIER, M. PAVANS DE CECCATTY, M. RICHARDOT, B. BUISSON
et M.-L. HERNANDEZ.

INTRODUCTION.

Dans une note précédente (1961) nous avons analysé les complexes neuro-endocriniens de *Gundlachia* sp., chez qui nous retrouvons les formations décrites par LEVER sur de nombreux Ancyliidae, de même que le « paraganglion tentaculaire » à fonctions mixtes, découvert par TUZET, SANCHEZ et DE CECCATTY sur quelques Pulmonés.

Dans le travail que nous présentons aujourd'hui, nous abordons la seconde étape de nos observations, en étudiant l'évolution de ces structures pendant les différentes phases de la vie sexuelle.

Les examens ont été effectués sur des spécimens d'âges et de stades physiologiques différents :

- des animaux des générations hivernales
 - des sujets immatures âgés de 5 et 6 semaines
 - des sujets adultes, au repos
 - , en oviposition
 - , entre deux ovipositions
- des animaux des générations de printemps.

Comme nos investigations précédentes le laissaient prévoir, l'activité sécrétrice nous est apparue aussi bien au niveau des cellules nerveuses des ganglions, qu'au sein d'organisations faisant partie intégrante du système nerveux, mais plus orientées, semble-t-il, vers l'élaboration de produits de sécrétions. En effet, les corps médio-dorsaux et, à une échelle moindre, les latéro-dorsaux sont impliqués dans les activités sexuelles de *Gundlachia*. Quant aux masses ganglionnaires, deux d'entre elles semblent jouer un rôle prépondérant : le ganglion viscéral, intimement lié au système génital par l'un de ses nerfs, et les ganglions pédieux qui rejoignent aussi le carrefour génital par l'intermédiaire d'un nerf issu de la seconde commissure interpédieuse.

D'autre part, des observations nouvelles ont pu être faites au moment de la ponte, dans l'ensemble de l'organisme.

Techniques. Le matériel est fixé par les mélanges alcoolique ou aqueux de Bouin. Les colorations classiques ont été employées sur les coupes à la paraffine (5 μ) : trichromique de Masson, Feulgen-Vert Lumière pour la topographie générale, hémateïne-phloxine de Gomori et fuschine paraldéhyde de Gabe pour la mise en évidence des activités neuro-sécrétrices.

OBSERVATIONS.

Généralités.

Les élevages menés au laboratoire pendant un an ont montré que la vitesse de croissance était liée à la date de l'éclosion. C'est pourquoi nous avons très schématiquement distingué ici des « générations d'hiver » et des « générations de printemps ».

Un *Gundlachia* né en automne passe par une phase de croissance juvénile de 12 semaines, atteignant la taille de 3 mm. Cette phase se raccourcira dans les générations suivantes et un individu né en juin sera apte à se reproduire 11 jours après l'éclosion, alors qu'il mesure, au maximum, 2 mm.

Génération hivernales.

Les recherches menées sur les plans morphologique et histophysiologique mettent en valeur des modifications dont il est possible de relever assez précisément les étapes.

Chez un *Gundlachia* de 5 semaines, l'appareil génital n'est qu'une ébauche : la gonade est très petite et il n'y a pas encore de glandes annexes. L'observation des complexes neuro-endocriniens permet de noter l'absence des corps dorsaux, médians et latéraux, contrairement à ce qui se passe pour la glande folliculaire, présente dès l'éclosion, nettement individualisée dans les lobes latéraux. Le paraganglion tentaculaire lui aussi s'observe dès l'éclosion.

A 6 semaines, le tractus génital préfigure déjà les structures de l'adulte : la gonade et les canaux évacuateurs se sont développés et les glandes annexes bien que rudimentaires et non fonctionnelles, sont facilement reconnues.

En lieu et place des corps médio-dorsaux, on discerne les premiers groupements cellulaires, composés d'un petit nombre d'éléments peu différenciés.

Les glandes folliculaires et les paraganglions tentaculaires n'ont subi aucun remaniement notable.

Un *Gundlachia* adulte, c'est-à-dire de plus de 12 semaines, qui n'était pas en train de pondre au moment de la fixation, possède un appareil génital apte à fonctionner et dont les organes sont nettement individualisés. La partie glandulaire de l'utérus, en particulier, par sa chromophilie intense, indique sans doute une « mise en charge », et la glande de l'albumine aux cellules asplasiques, est fortement dilatée par un produit d'élaboration dense et homogène.

Au niveau des complexes neuro-endocrines, les corps médio-dorsaux constitués par les petites cellules C de LEVER, très souvent nucléolées, montrent des grains d'un rouge plus ou moins violacé après coloration par la fuschine paraldéhyde de Gabe. Cette coloration est caractéristique des polysaccharides neutres qui, d'après tous les auteurs, constitueraient l'essentiel des produits de neuro-sécrétion. Ces grains se rassemblent en traînées denses qui se disposent selon les rayons du corps médio-dorsal (celui-ci pouvant être assimilé à une demi-sphère) et convergent vers la zone de séparation du corps endocrine et du ganglion cérébroïde sous-jacent.

Le *Gundlachia* adulte sacrifié pendant une période de ponte, présente outre l'appareil génital bien différencié, une glande de l'albumine active dont l'épithélium à gros noyaux excentriques et nucléolés, est épaissi, et le sécrétat vacuolisé. Dans les corps médio-dorsaux hypertrophiés, les cellules C montrent un nombre plus faible de nucléoles, ce qui indiquerait une recrudescence de l'extrusion nucléolaire. Les interrelations avec le ganglion cérébroïde gauche apparaissent nettement grâce au grou-

pement de quelques cellules du ganglion dont l'axone chemine en direction du corps médio-dorsal correspondant (Fig. 1).

Ces cellules appartiennent aux groupes A2 et A3 des cellules A de LEVER. Par le même processus d'extrusion, elles pourraient élaborer une substance qui s'associerait aux sécrétions du corps médio-dorsal avant une expulsion définitive.

L'activité sécrétoire se manifeste encore sous forme de filets rougeâtres (F. P. de Gabe), ceci étant valable surtout pour le corps médio-dorsal gauche, toujours plus important que le droit (Fig. 2), conséquence possible de la torsion senestrogre et de l'innervation de l'appareil génital par un seul nerf (QUATTRINI 1958). Dans la zone commune au ganglion et au corps endocrine, les polysaccharides neutres déjà observés, s'accumulent et forment une véritable flaque.

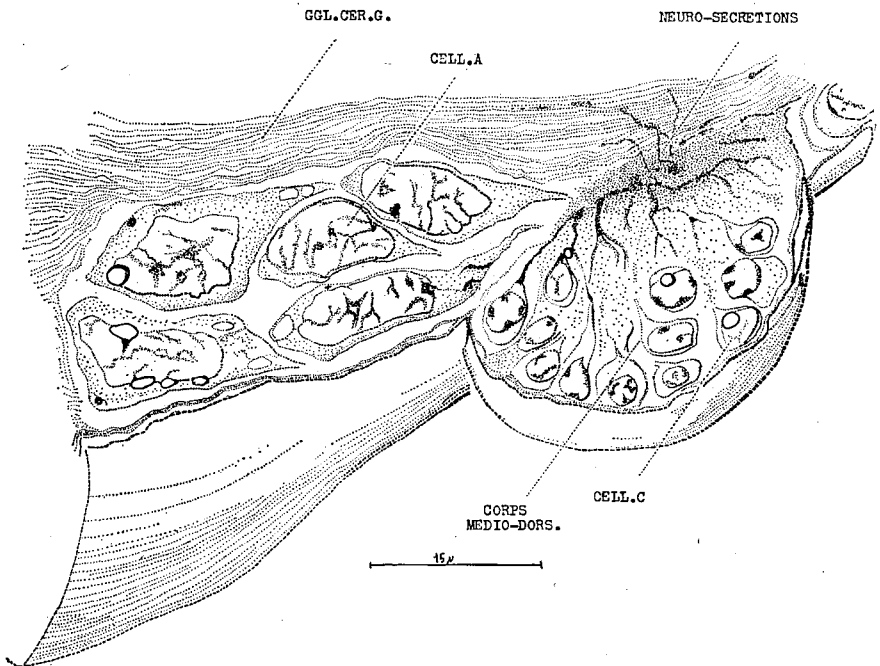


Fig. 1. — Relation entre les cellules A d'un ganglion cérébroïde gauche et le corps médio-dorsal hypertrophié au moment de la ponte. Les axones des cellules A convergent vers le corps médio-dorsal, et la zone de contact entre cette formation endocrine et le ganglion est soulignée par une accumulation de neuro-sécrétions.

Les corps latéro-dorsaux sont bien visibles, pour la première fois, mais seul le gauche montre des petits filets rouges de sécrétion.

Nous ne relevons aucune activité particulière au niveau des glandes folliculaires.

L'étude histologique des ganglions des animaux précédemment cités contribue à nous faire admettre l'idée d'une évolution progressive des cellules nerveuses proprement dites. Cette évolution est frappante pour l'ensemble du ganglion viscéral qui prend très tôt un aspect particulier

dû aux dimensions de ses neurones, nettement supérieures à celles des ganglions voisins.

Dans les ganglions cérébroïdes par exemple le diamètre maximum des cellules varie de 12 μ . à 25 μ ., alors que dans le ganglion viscéral les dimensions extrêmes seront 18 μ . et 40 μ .. En outre, un examen systématique met en évidence des variations des proportions relatives des catégories cellulaires selon l'état physiologique : nous dénombrons 17 % de cellules A 3 dans la masse ganglionnaire viscérale chez le spécimen adulte au repos, alors que ce pourcentage s'élève à 42 % chez celui sacrifié en période de ponte.

Les cellules A 3 possédant un noyau à lobes multiples sont de ce fait les plus actives dans le processus sécrétoire.

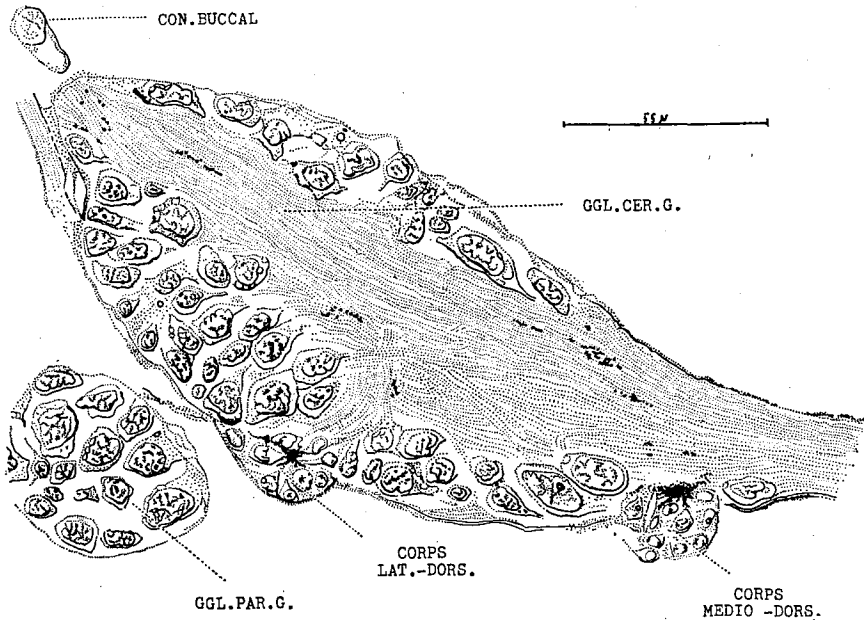


Fig. 2. — Neuro-sécrétions dans le neuropile d'un ganglion cérébroïde et au niveau des corps dorsaux endocriniens qui lui sont attenants. Les élaborations s'accablent dans les territoires glandulaires, et le long des fibres ganglionnaires.

Dans le premier cas (17 %) les sécrétions (dues aussi aux cellules A 2) en voie d'écoulement se trouvent dans les vacuoles cytoplasmiques, certaines même, sont déjà engagées le long de l'axone (Photo : 1).

Mais, pendant la ponte, ces vacuoles, bien que nombreuses, sont optiquement vides, et nous observons des grains rouges dans la zone médullaire du ganglion viscéral et dans les nerfs issus de cette formation.

La fréquence élevée de ces cellules, leur décharge simultanée, nous conduit donc encore à l'hypothèse du déterminisme neuro-hormonal de la ponte.

Le ganglion viscéral n'est pas le seul à être impliqué dans l'ensemble des phénomènes accompagnant la ponte.

Des grains de sécrétions sont disséminés dans la zone médullaire du ganglion cérébroïde gauche et se disposent en chapelet le long du nerf tentaculaire correspondant (Photo : 2). Nous ne savons pas si ces polysaccharides neutres se rendent ou bien proviennent de ce que nous avons appelé le « paraganglion tentaculaire ». Cette formation par ailleurs ne manifeste aucune activité particulière.

L'importance de la vascularisation d'une part, la présence de sphères rouges (Gabe) d'autre part (Photo : 3), dans cette formation permettraient néanmoins de penser à un mécanisme hormonal à deux niveaux : les neuro-sécrétions d'origine centrale seraient transformées par la masse paraganglionnaire et reprises par le système circulatoire. Mais ce processus serait indépendant du cycle sexuel.

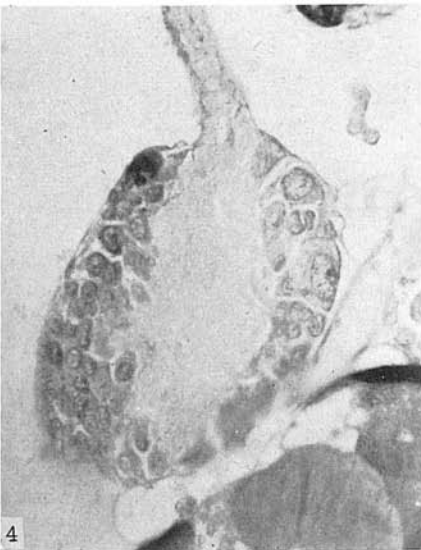
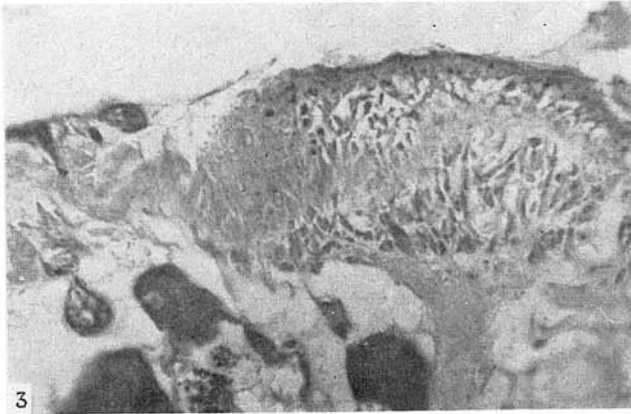
Les ganglions pédieux possédant de nombreuses cellules A 3 ne laissent subsister aucun doute sur leur activité élaboratrice. Les produits sécrétés doivent cheminer en direction du carrefour des voies génitales en empruntant la deuxième commissure interpédieuse (Fig. 3). Cette commissure est occupée par quelques grandes cellules A 3 typiques, alors que chez le jeune, elle est très étroite. En outre nous n'avons jamais vu de cellules E de LEVER décrites dans la deuxième commissure interpédieuse de *Ferrissia*.

A la suite de ces observations, nous avons pensé pouvoir rapprocher les modifications de la taille et de la structure des neurones avec les variations du rapport nucléo-plasmique ou mieux encore avec les variations de l'inverse de ce rapport. En effet chez un nombre élevé de neurones, ce rapport P/N atteindrait une certaine valeur maximale et son évolution semble parallèle à celle de la texture cellulaire.

Pour chacun des neurones nous avons effectué 2 mesures : la première concernant le plus grand diamètre du corps cellulaire, la seconde désignant celui du noyau. Nous avons ensuite dressé des histogrammes,

Légende de la planche II

- 1 — Groupe de neurones de type A3 dans un ganglion viscéral gauche. On remarquera les noyaux lobés, et le cytoplasme vacuolisé contenant parfois des masses de sécrétion foncées. (G × 770).
- 2 — Coupe horizontale du ganglion cérébroïde gauche. Les grains de sécrétion s'échelonnent le long du nerf tentaculaire en suivant le trajet des fibres. (G × 315).
- 3 — Para-ganglion tentaculaire, à l'extrémité épanouie du nerf provenant du ganglion cérébroïde. Noter les grains foncés de sécrétion, la vascularisation importante, en particulier les mégacytes en bas et à gauche. Cette formation a une structure mixte neuro-glandulaire. (G × 285).
- 4 — Coupe horizontale d'un ganglion pédieux droit. En haut et à gauche, présence d'un mégacyte sanguin remarquable par son cytoplasme très foncé. Noter aussi, longeant la partie droite du ganglion, un vaisseau sanguin dilaté. (G × 350).
- 5 — Coupe d'un ganglion viscéral gauche, sur laquelle on peut observer, en bas et à gauche, la télophase d'une cellule en division à l'extérieur de la masse nerveuse. Une télophase identique affecte par ailleurs une cellule située à l'intérieur même du ganglion et que l'on remarque dans la partie supérieure gauche de la figure. Enfin, l'extrême dilatation d'un vaisseau et d'une lacune sanguine est particulièrement visible en haut et à droite du cliché. (G × 395).



la fréquence étant donnée en fonction du rapport. Nous avons procédé ainsi pour les principaux ganglions des animaux étudiés, mais seuls les résultats obtenus pour le ganglion viscéral peuvent être considérés comme parlants (Histogrammes).

Chez un animal immature la majorité des neurones possède un rapport P/N voisin de 1,2 — 1,4.

Pour l'adulte au repos un déplacement se dessine vers une valeur plus forte.

Enfin ces Mollusques, qu'ils appartiennent au stade ancyloïde ou au stade post-septifère, présentent au moment de la ponte un nombre important de neurones pour lesquels P/N s'élève à 1,6 — 1,8.

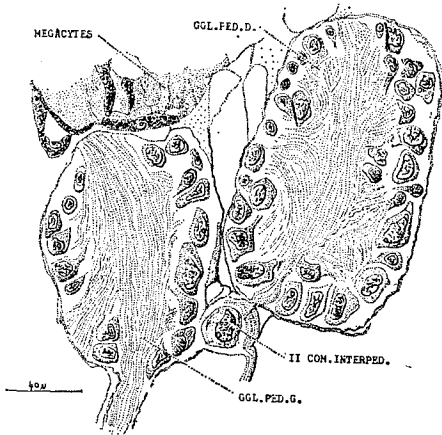


Fig. 3. — Ganglions pédieux droit et gauche reliés par la seconde commissure interpédieuse, très courte, au sein de laquelle on note la présence d'une cellule A3. Le nerf partant de cette commissure et se dirigeant vers l'arrière de l'animal est en relation avec l'appareil génital.

Ces valeurs plus fortes du rapport ne résultent pas simplement de l'accroissement de la variable P, matérialisé par l'augmentation du volume cellulaire moyen et global (43 % de grandes cellules A 3). Les deux variables croissent mais l'écart se creuse entre les dimensions du cytoplasme et du noyau.

Il est possible, puisque la ponte est liée à un état physiologique précis, que le reflet d'une des étapes conduisant à cet état, soit donné par un pourcentage accru de neurones possédant un rapport P/N de 1,6 — 1,8.

Génération de printemps.

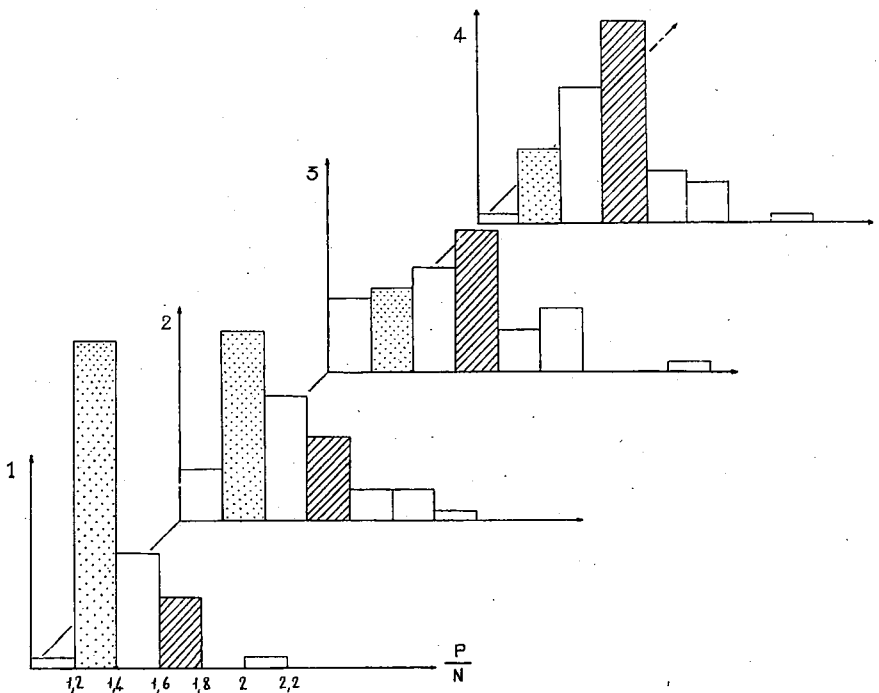
Nous avons suivi le développement d'individus nés en avril et dont la phase de croissance juvénile est de 3 semaines.

Par rapport aux générations hivernales on note une simple accélération de tous les processus précédemment indiqués : en particulier la ponte ne semble pas « précipitée » par la croissance asynchrone des complexes nerveux et endocrines.

A 18 jours, le système génital correspond à celui d'un spécimen de 6 semaines, né en automne. Les corps dorsaux sont alors en voie de formation.

Pendant la ponte : les corps médio-dorsaux sont particulièrement développés. Nous avons pu faire, à propos du ganglion viscéral, les mêmes remarques que pour les générations d'hiver en particulier à propos de la taille des cellules. Nous sommes parfois en présence de véritables neurones géants, atteignant 40 μ , l'animal ne mesurant que 2,45 mm.

L'étude des générations de printemps semble donc confirmer l'hypothèse d'un certain rôle endocrine des corps dorsaux en rapport avec le fonctionnement des organes génitaux.



Histogrammes — En abscisses, P/N. En ordonnées, fréquence des neurones présentant ce rapport.

1 : *Gundlachia* immature de 5 semaines — 2 : adulte ancyloïde au repos — 3 : adulte ancyloïde en période de ponte — 4 : adulte post-septifère en période de ponte.

Modifications de l'organisme au moment de la ponte.

Mentionnons maintenant les observations faites au niveau de la plupart des organes, ainsi que certaines particularités chez un individu en pleine période de ponte.

A ce moment, l'appareil circulatoire apparaît dilaté dans tous les territoires de l'organisme. En particulier l'artère antérieure, le sinus préganglionnaire et leurs ramifications secondaires et ultimes sont gon-

flés d'hémolymphe (Fig. 4). L'ampleur de cette hypertrophie circulatoire s'explique probablement par l'intensité des échanges métaboliques qui ont lieu pendant cette période et dont nous soulignerons deux points importants : l'apport accru d'éléments de base vers les structures élaboratrices et l'évacuation rapide des produits ainsi élaborés vers leurs zones de destination.

A cet effet, il semble que les mégacytes puissent être impliqués dans ce transport. Car, d'une part, la fuschine paraldéhyde met en évidence des grains et des sphérules rouges dans leur cytoplasme, et d'autre part nous avons plusieurs fois noté la présence d'un mégacyte dans une lacune sanguine d'un ganglion (Photo : 4). Mais comme nous l'avons déjà précisé, les polysaccharides acides sont eux aussi colorés par la fuschine paraldéhyde et d'après SANCHEZ et DE CECCATTY, ces composés sont souvent observables dans le cytoplasme de ces cellules (qui pourraient même les élaborer).

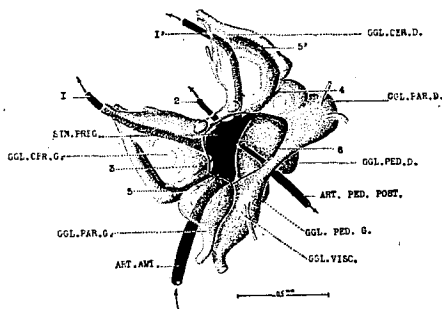


Fig. 4. — Vascularisation de la région céphalique.
Organes irrigués par les artères numérotées — 1 et 1' : bulbe buccal et para-ganglions — 2 : partie inférieure du bulbe buccal — 3 : partie inférieure du ganglion cérébroïde gauche — 4 : partie inférieure du ganglion cérébroïde droit — 5 et 5' : lobes latéraux — 6 : ganglions pariétal droit et viscéral.

Parallèlement à ce phénomène classique d'hypertrophie circulatoire, nous avons discerné une floraison de plaques métaphasiques et de toutes les figures classiques de la division cellulaire, dans la plupart des organes de *Gundlachia* : dans tout le tube digestif, dans la glande digestive et dans les épithéliums périphériques (manteau, pied, tentacules, lèvres). La plupart de ces mitoses se localisent donc au voisinage des lacunes sanguines. Et elles sont d'autant plus fréquentes que le système lacunaire est plus développé au niveau étudié (dans le rectum par exemple).

Une télophase au cœur même du ganglion viscéral, nous a particulièrement frappés. Les ganglions de *Gundlachia* ne possédant pas de glie, cette division a-t-elle affecté un neurone ? (Photo 5).

CONCLUSIONS

1 — On peut conclure à un parallélisme entre les modifications histo-physiologiques des cellules ganglionnaires et des organes endocriniens, et celles du tractus génital avant et pendant la ponte.

On note la participation majeure du ganglion viscéral et des corps dorsaux, alors que le reste du système nerveux central et structures endocriniennes (glande folliculaire et paraganglion tentaculaire) ne paraissent pas directement impliquées.

a. Dans le ganglion viscéral, il faut souligner les changements qui interviennent dans les neurones (au sens strict) dont le rapport P/N croît de 1,2 à 1,8.

b. Quant aux corps dorsaux, leur apparition coïncide avec la différenciation de l'utérus et de la glande de l'albumine, et leur développement est maximum au moment de la ponte.

2 — C'est surtout pendant la période de ponte que ces différents territoires paraissent intégrés dans des activités parallèles. Cela est d'autant plus net que lorsque la maturité génitale est précocement atteinte (générations de printemps), l'accélération des processus intéresse aussi le système nerveux et les complexes neuro-endocriniens.

3 — Le sens exact des échanges de substances élaborées entre système nerveux, système endocriniens et gonade, est difficile à préciser.

Il n'est pas interdit de penser que le point de départ serait les complexes neuro-endocriniens centraux qui fabriqueraient un précurseur homogène, secondairement transformé dans d'autres territoires, en particulier, la gonade.

Cependant il paraît indiscutable qu'au moment de la ponte une substance mitogène est libérée dans l'organisme, provoquant de nombreuses multiplications cellulaires. Son rôle essentiel serait de déclencher les divisions de maturation des ovocytes pour lesquels une telle mitose signe la possibilité d'évacuation. Elle serait par ce fait une « hormone de ponte ».

(Laboratoire de Zoologie Générale,
Faculté des Sciences de Lyon).

Présenté à la Section Générale en sa séance du 20 janvier 1962.

AUTEURS CITÉS.

- BOER (H. H.) and LEVER (J.), 1959. — On the anatomy of the circulatory system in *Ferrissia shimckii* (Ancyliidae, Pulmonata), especially on the blood supply of the central nervous system. *Koninkl. Nederland. Akademie van Wetenschappen*. Amsterdam. C 62, 76-83.
- LAVIOLETTE (P.), 1954. — Rôle de la gonade dans le déterminisme humoral de la maturité glandulaire du tractus génital chez quelques Gastéropodes Arionidés et Limacidés. *Bull. Biol.* 88, 310-332.
- QUATTRINI (D.), 1958. — Una struttura nervosa sinciziale e asimmetrica nei gangli parietali di alcuni Gasteropodi Polmonati. *Mon. Zool. Ital.*, 66, 1958.
- SANCHEZ (S.) et PAVANS DE CECCATTY (M.), 1962. — Organes endocrines et corrélations hormonales chez quelques Mollusques. 1/ Complexes neuro-endocriniens (sous presse au *Bull. Soc. Zool. de France*).
- TUZET (O), SANCHEZ (S.) et PAVANS DE CECCATTY (M.), 1957. — Données histologiques sur l'organisation neuro-endocrine de quelques Mollusques Gastéropodes. *C. R. Ac. Sc.*, 244, 2962-2964.
- WATTIER (J.), PAVANS DE CECCATTY (M.), RICHARDOT (M.), BUISSON (B.) et HERNANDEZ (M. L.), 1961. — Note sur les complexes neuro-endocriniens de *Gundlachia* sp. (Mollusque Ancyliidae). *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 30, 79-87.
- 1962. — Les étapes de la croissance chez *Gundlachia* sp. (Mollusque Ancyliidae). *Bull. Mens. Soc. Linn. Lyon*, 31, 70-73.