

Rapports scientifiques et techniques
de l'IFREMER



N° 10 1989

LA REPRODUCTION chez les MOLLUSQUES BIVALVES
RÔLE DU SYSTÈME NERVEUX et RÉGULATION

P.A. MOTAVKINE et A.A. VARASKINE

Traduit du russe par
Chantal BELLON-HUMBERT





AL 004

Rapports scientifiques et techniques de l'IFREMER

N° 10 1989

LA REPRODUCTION chez les MOLLUSQUES BIVALVES RÔLE DU SYSTÈME NERVEUX et RÉGULATION

Pavel Alexandrovitch MOTAVKINE et Anatoli Alexevitch VARASKINE
Institut de biologie marine, Centre d'Extrême-Orient
ACADÉMIE des SCIENCES de l'URSS

Traduit du russe par
Chantal BELLON-HUMBERT
Chargée de recherche au
Centre national de la recherche scientifique (CNRS)



U.D.K. 591. 483 : 594 1

Pavel Alexandrovitch MOTAVKINE, Anatoli Alexevitch VARAKSINE

HISTOPHYSIOLOGIE DU SYSTÈME NERVEUX ET RÉGULATION DE LA REPRODUCTION
CHEZ LES MOLLUSQUES BIVALVES.

*Avec l'autorisation de l'Institut de Biologie Marine,
Centre d'Extrême-Orient, Académie des Sciences d'URSS.
N° 273304 - Bon à tirer : 14.04.83 T*

*Rédaction : T.N. MARKOVA. Illustrateur : A.A. GRIGORIAN.
Rédacteur des illustrations : N.N. VLASSIK.
Rédacteur technique : G.I. ASTAKHOVA. Correcteur : O.A. RAZOUMENKO.*

Éditions "Sciences" 117864, GSP-7, MOSCOU V-485, Profsoiouznaïa Oulitsa n° 90.

*Traduit du russe par
Chantal BELLON-HUMBERT
Chargée de recherche au
Centre national de la recherche scientifique (CNRS)*

Remerciements

La traductrice tient à remercier toutes les personnes qui ont contribué par leur aide à la parution de cet ouvrage, en particulier, le professeur L. Laubier, Haut-Conseiller Scientifique à IFREMER, pour son intérêt bienveillant ; Messieurs V. Vassilenko et S. Bezaïev, secrétaires à l'Ambassade d'URSS, pour leur aide administrative ; les professeurs P.A. Motavkine et A.A. Varaksine qui ont autorisé cette traduction et nous ont obligeamment transmis les illustrations originales ; les professeurs P. Lubet et A. Lucas qui ont accepté de relire notre traduction et de l'amender ; le professeur Y. Le Gal, sous-directeur de la station de biologie marine du collège de France à Concarneau, qui a parrainé et encouragé ce travail et Mme A.M. Lambert qui a assuré avec courage et dextérité la dactylographie du manuscrit.

Service de la Documentation
et des Publications (S.D.P.)
IFREMER - Centre de Brest
BP 70 - 29263 PLOUZANÉ
Tél. 98 22 40 13 - Téléx 940 627F

ISSN - 0761-3970

© Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer, 1989

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	7
CHAPITRE 1 - SYSTEME NERVEUX.	11
1. ANATOMIE	11
2. STRUCTURE DES GANGLIONS	14
3. ENZYMES DE LA MEDIATION CHOLINERGIQUE	20
4. AMINES BIOGENES	24
5. NEUROPILE	27
6. VOIES DE TRANSMISSION DES INFLUX NERVEUX	31
7. TISSU GLIAL	36
8. STRUCTURE DES CONNECTIFS ET DES COMMISSURES. JONCTIONS INTERGANGLIONNAIRES	38
CHAPITRE 2 - CELLULES NEUROSECRETRICES.	59
1. LOCALISATION ET NOMBRE DES CELLULES NEUROSECRETRICES	59
2. TAILLE, FORME ET CLASSIFICATION	60
3. STRUCTURE	61
4. CARACTERES CYTOCHIMIQUES	63
5. CYCLE DE SECRETION	64
6. ASPECT SAISONNIER DE L'ACTIVITE NEUROSECRETRICE	65
7. ROLE DE LA NEUROSECRETION	69
CHAPITRE 3 - MORPHOLOGIE DE LA PAROI DE LA GLANDE	89
1. HISTOLOGIE ET ULTRASTRUCTURE	90
2. SYSTEME NERVEUX	96
3. CARACTERES HISTOCHIMIQUES DES AXONES	99
4. ULTRASTRUCTURE DU SYSTEME NERVEUX	100
5. SYSTEME CIRCULATOIRE	102
CHAPITRE 4 - ACTIVITE REPRODUCTRICE	113
1. OVOGENESE	116
2. MORPHOLOGIE DE LA SPERMATOGENESE	120
3. CYCLES DE REPRODUCTION	124
4. STADES DE MATURATION DES GONADES	140
5. ECOLOGIE DES EMISSIONS	142

CHAPITRE 5 - MECANISMES ENDOGENES DE LA REGULATION DE LA FONCTION REPRODUCTRICE	165
1. PREUVES CYTOLOGIQUES DU RAPPORT ENTRE LES ACTIVITES NEUROSECRETICE ET REPRODUCTRICE	167
2. PREUVES EXPERIMENTALES DU ROLE DES NEUROHORMONES DANS LA GAMETOGENESE ET DANS L'EMISSION DES GAMETES	168
3. AMINES BIOGENES	172
4. ACETYLCHOLINE	174
5. HORMONES STEROIDES	175
6. REGULATION DE LA GAMETOGENESE	178
7. CONTROLE DE L'EMISSION DES GAMETES	179
 CONCLUSION	 187
 BIBLIOGRAPHIE	 191
Index des noms d'auteurs	227
Index des matièrès	241
Index des noms latins des Mollusques bivalves.	247

MOTAVKINE P.A. et VARAKSINE A.A.

HISTOPHYSIOLOGIE DU SYSTÈME NERVEUX ET RÉGULATION DE LA REPRODUCTION DES MOLLUSQUES BIVALVES.

Des résultats de recherches structurales et fonctionnelles sont présentés dans cet ouvrage en vue de déterminer l'importance du système nerveux sur l'activité sexuelle des mollusques bivalves. Les auteurs y ont rassemblé des données anatomo-histologiques, cytochimiques, ultrastructurales et morphométriques concernant la structure du système nerveux. Les cycles de reproduction, l'ovogénèse et la spermatogénèse, les processus de synthèse au sein des gonades et leurs relations étroites avec les variations saisonnières des principaux facteurs écologiques sont décrits avec soin. Les caractères particuliers des mécanismes exo- et endogènes qui contrôlent la gamétogénèse et l'émission des gamètes ont été établis. Les problèmes et les perspectives d'intervention sur la gonadogénèse ont été ensuite exposés et discutés. Cet ouvrage est destiné aux cytologistes, histologistes, embryologistes, physiologistes et spécialistes qui s'intéressent à l'élevage des invertébrés marins.

MOTAVKIN P.A. and VARAKSIN A.A.

HISTOPHYSIOLOGY OF THE NERVOUS SYSTEM AND CONTROL OF THE REPRODUCTION IN BIVALVE MOLLUSKS.

Results concerning structural and functional studies are presented in this work and discussed to determine the role of the nervous system on the sexual activity in bivalve mollusks. Authors have collected anatomical, histological, cytochemical, ultrastructural and morphometrical data about the structure of the nervous system. Reproductive cycles, ovogenesis and spermatogenesis, as well as processes of synthesis inside the gonads are carefully described, taking in account their relationship with seasonal variations of the external factors. The special characteristics of the exo- and endogenous mechanisms which control gametogenesis and spawning have been worked out. Some problems concerning the possibilities of acting on gonadogenesis are examined. This book is intended for cytologists, histologists, embryologists, physiologists, specialists of mollusks and for all persons interested in the culture of marine invertebrates.

Le responsable de la rédaction
O.G. KOUSSANINE
Docteur ès sciences biologiques

INTRODUCTION

Les Mollusques bivalves ont fait partie de l'activité économique de l'homme dès l'âge de pierre. Déjà, à cette époque, on consommait leur chair comme nourriture et on utilisait leurs coquilles dans la décoration et comme objets de culte. Longtemps, on n'a pas réalisé d'investissement matériel pour produire des Mollusques, car on utilisait ceux que fournissait la nature.

Les premières entreprises d'élevage de Mollusques bivalves ont vu le jour il y a plus de cent ans. Mais c'est actuellement seulement qu'elles connaissent un grand développement dans plusieurs pays (France, Espagne, Japon, Etats-Unis, pays du Sud-Est asiatique), elles couvrent près de 60 % de la consommation de ces animaux et les perspectives d'accroissement sont très réelles (118, 211).

Le désir d'accroître la reproduction de ces animaux est lié à toute une série de causes. D'abord, aux excellentes qualités gustatives et biologiques de leur chair qui contient des protéines indispensables, bien que possédant parfois un taux d'acides aminés essentiels plus faible que celui des animaux terrestres. Au premier coup d'oeil, cette insuffisance est compensée par la présence, dans le corps des bivalves, de lipides actifs, qui ont une action hypocholestérolémique. Les acides gras "polyénoïques" (insaturés en C₁₈^{*}), les prostaglandines, l'assortiment varié de phospholipides et de vitamines, d'antioxydants des graisses provenant de ces animaux sont bien préférables, en tant que constituants naturels de la nourriture, aux préparations pharmaceutiques utilisées dans la prophylaxie et le traitement de l'artériosclérose et connaissent déjà une application médicale (73, 139)**

On peut considérer les ganglions nerveux des Mollusques bivalves comme la source de substances biologiques actives. Leurs cellules nerveuses sont remplies, au début du frai, d'hormones capables de stimuler plusieurs fonctions de l'organisme des Mammifères, comme l'ont démontré diverses recherches expérimentales. Il semble donc possible de les utiliser pour activer la croissance et accroître la fertilité d'animaux présentant un intérêt économique (86, 98).

* Note du traducteur (n.d.t.) : insaturés en C¹⁸.

** (73, 139) Les nombres entre parenthèses renvoient à la bibliographie.

Les méthodes traditionnelles d'élevage des huîtres, moules, coquilles Saint-Jacques, sont fondées sur la réalisation d'un dispositif permettant la fixation des larves. Cependant, la consommation intensive des ressources alimentaires du plateau continental requiert une intervention plus active de l'homme dans le contrôle de la reproduction des Mollusques. Actuellement, pour obtenir l'accélération du développement des gonocytes d'Invertébrés marins, on les place dans un milieu contrôlé, à une température optimale. Cette méthode permet d'obtenir, venant des Mollusques, en dehors de la période de reproduction, un matériel sexuel avec toutes ses potentialités et d'organiser la reproduction à un niveau industriel (385).

Le perfectionnement de la méthode de stimulation de la gamétogénèse par une température optimale nécessite une connaissance approfondie des mécanismes endogènes qui contrôlent la fonction reproductrice : chez les Bivalves, en l'absence de glandes endocrines différenciées, c'est le système nerveux, c'est à dire ses neurohormones et médiateurs, qui assure ce contrôle. Pourtant on ne connaît pas en détail, la manière dont ces substances parviennent à la gonade et les données sur leur mécanisme d'action dans le phénomène sexuel sont souvent contradictoires et dispersées dans de nombreux travaux. On n'a, en particulier, qu'un petit nombre de données sur la régulation neurohormonale de l'émission des gamètes, sur l'importance des neurohormones et des médiateurs de l'influx nerveux dans ce phénomène, sur l'intervention des facteurs exogènes et la participation de mécanismes endogènes dans la synchronisation de l'émission des gamètes par toute une population.

L'utilisation d'hormones stéroïdes, récemment découvertes chez les Mollusques, est susceptible de faire progresser l'élevage de ces animaux. On peut, grâce aux oestrogènes, contrôler directement la formation du sexe et obtenir, dans une population, une prédominance de femelles sur les mâles, ce qui garantit l'obtention du plus grand nombre possible d'individus à chaque cycle de reproduction (89).

L'existence d'hormones nerveuses et sexuelles pose la question de leur importance et de la place de chacune dans le système de régulation de l'activité génitale des Bivalves. Il y a, sans aucun doute, une interrelation entre le rôle des stéroïdes et celui des neurohormones sur la gamétogénèse. Ainsi, à certains stades de la croissance des cellules sexuelles, les hormones, en se renforçant mutuellement, opèrent en synergie, tandis qu'à d'autres stades, elles agissent selon un principe inverse, négatif, qui apparaît comme un antagonisme fonctionnel. La puissance et la tendance de l'action hormonale sont liées et profilées par les variations du taux de sécrétion des amines biogènes (et plus spécialement de la sérotonine) impliquées dans le système général de régulation de la fonction reproductrice de l'animal.

Nous savons qu'il est assez difficile de définir tous les paramètres de ce système de contrôle, mais il est encore plus complexe de définir le rôle particulier de chacun des maillons du contrôle de la formation des cellules sexuelles. Néanmoins, nous nous proposons d'essayer de résoudre ce problème sur la base de possibilités effectives. Les nombreux renseignements obtenus précédemment par un processus expérimental sur l'histophysiologie du système nerveux, et le développement normal des cellules sexuelles permettent une reconstitution assez détaillée des mécanismes régulateurs de la gamétogénèse et du frai chez les Bivalves.

La reproduction condense les caractères principaux de l'espèce biologique et domine tous les autres aspects de la vie. La multiplication périodique des cellules sexuelles, base matérielle de la reproduction, se produit grâce à la participation de l'organisme tout entier. Pour cette raison, le degré de développement de la gonade, la séquence et l'opportunité du passage d'un stade de la gamétogénèse à un autre, peuvent servir d'indices de la bonne activité physiologique de l'animal. Les étapes fondamentales de l'ovo- et de la spermatogénèse sont contrôlées, selon toute probabilité, par des mécanismes neurohormonaux spécifiques, dont on peut évaluer indirectement l'étendue au moyen d'études microscopiques de la gonade. Dans le cas où le contrôle de la gonadogénèse s'avère insuffisamment efficace, l'histologie de la glande sexuelle, combinée à la méthode des corrélations, l'indique.

Ainsi, l'importance de l'histophysiologie des systèmes nerveux et reproducteur, leurs rapports réciproques dans la multiplication des cellules sexuelles, permettent d'intervenir efficacement sur la reproduction des Bivalves, de diriger ce phénomène et de le rendre indépendant des saisons auxquelles se déroule la reproduction naturelle des animaux.

Cet ouvrage a été écrit sur la base de documents bibliographiques concernant la morphologie et la physiologie des systèmes nerveux et reproducteur des Bivalves, mais aussi d'après nos propres résultats expérimentaux sur les ganglions et les gonades de la moule de Gray (Crenomytilus grayana) et du pecten de Yeso (Patinopecten yessoensis). Ces deux espèces sont pleines d'avenir pour la mariculture, surtout le pecten de Yeso, sélectionné en raison de son goût et des excellentes qualités de sa chair. Il est déjà cultivé dans toute une série de baies du golfe Pierre le Grand, en mer du Japon (URSS). Des essais pour obtenir une reproduction continue de cette espèce ont été entrepris au Laboratoire d'Élevage des Mollusques bivalves (sous la direction de notre éminent collègue I.E. Bregman), laboratoire appartenant à l'Institut de Recherches Scientifiques du Pacifique pour l'Aquaculture et l'Océanographie, en collaboration avec le Laboratoire de Gamétogénèse dirigé par le Professeur P.A. Motavkine, laboratoire appartenant à l'Institut de Biologie marine d'Extrême-Orient, sous le haut patronage de l'Académie des Sciences d'URSS. L'expérience acquise par trois ans de travail commun des deux équipes permet d'espérer un plein succès pour l'application en élevage de méthodes basées sur le contrôle de la température, l'emploi de substances hormonales et pharmacologiques dans la régulation de la gamétogénèse et de l'ontogénèse précoce de ce Mollusque.

Les auteurs tiennent à exprimer leur vive reconnaissance à S.M. Dziouba et L.A. Kossenko pour la contribution qu'ils ont apportée à cet ouvrage et pour l'utilisation, avec leur aimable permission, du matériel concernant l'ovo- et la spermatogénèse de la moule de Gray et du pecten de Yeso.

CHAPITRE I

SYSTEME NERVEUX

1. ANATOMIE

Chez les Mollusques bivalves, le type ganglionnaire du système nerveux est caractérisé par la concentration de la majeure partie des cellules nerveuses en un nombre restreint de ganglions (Fig. 1, 2)*. La réduction des organes sensoriels de la tête et la simplification de l'appareil buccal se réfléchissent dans la structure du système nerveux : les ganglions cérébroïdes et pleuraux, formés séparément pendant l'embryogénèse, se fusionnent chez les adultes en un ganglion unique cérébropleural. Dans plusieurs familles, il se produit un raccourcissement des commissures, un rapprochement et parfois même, une fusion complète des ganglions viscéraux. A la différence des Gastéropodes, le resserrement des ganglions ne se fait pas chez les Bivalves vers les ganglions cérébroïdes, mais vers les viscéraux qui deviennent les centres physiologiques actifs (8) et c'est pour cette raison que leur structure est très variable chez ces Mollusques. Chez certains animaux - Crenomytilus grayanus (16) - les ganglions viscéraux sont pairs ; chez d'autres - Patinopecten yessoensis, Unio pictorum, Anodonta cygnea (16, 557) - ils fusionnent. Dans un troisième groupe, des ganglions plus ou moins indépendants se détachent des ganglions viscéraux, évasés comme chez Macoma balthica (364), ou encore en forme de lobes comme le lobus branchialis que l'on trouve chez Anodonta cygnea et Unio pictorum (557).

La partie centrale du système nerveux de la moule de Gray et du pecten de Yesso est représentée par les ganglions cérébropleuraux, viscéraux et pédieux (17).

Chez ces deux Mollusques, les ganglions cérébropleuraux sont pairs. Chez la moule, ils se trouvent de chaque côté de l'oesophage, sur la face ventrale du corps, près des muscles rétracteurs antérieurs. Ils ont une forme arrondie, étirée, une longueur et une taille de 1,5 à 2 mm pour un diamètre de 0,5 à 1 mm. Ils sont unis par la commissure cérébrale qui passe sur l'oesophage. Les connectifs cérébropédieux et cérébroviscéraux sortent au même point de la partie postérieure du ganglion et se séparent ensuite.

* n.d.t. Les figures (photos, graphiques) sont renvoyées à la fin du chapitre.

Les ganglions cérébro-pédieux du pecten sont petits, arrondis, avec un diamètre de 0,8 à 1 mm. Ils sont situés à la surface du corps, de chaque côté de la bouche et sont reliés entre eux par une commissure qui passe au dessus de l'oesophage et aux ganglions pédieux par des connectifs courts mais épais (de 0,5 mm environ), issus de leur partie médio-postérieure.

Les données de la littérature montrent que les ganglions cérébropleuraux sont le résultat de la fusion des ganglions cérébraux et pleuraux chez la plupart des Bivalves, ne demeurant séparés que chez quelques Protobranches (365, 448). Chez Dreissena polymorpha et chez divers représentants des Térédinidés et des Unionidés, on trouve aux stades précoces de l'embryogénèse des ganglions pleuraux indépendants qui fusionnent par la suite avec les cérébraux (299, 406, 487). Chez les Bivalves, ces ganglions cérébropleuraux émettent plusieurs paires de nerfs (Tabl. 1).

Le nerf palléal prend naissance dans la partie antérieure du ganglion. Chez le pecten et chez la moule, il longe le bord du manteau jusqu'au ganglion viscéral en donnant des branches latérales, fines et nombreuses. Le nombre de nerfs palléaux antérieurs n'est pas identique pour toutes les espèces. Chez la plupart des Bivalves, comme Sphaerium lacustre, Pisidium henslowanum (545), Macoma balthica (364), Spisula solidissima (423), on n'a décrit qu'un seul nerf. Mais on en trouve deux chez Dreissena polymorpha (148) et quatre chez Anodonta cellensis (493). Comme l'ont observé plusieurs auteurs (497), le nerf palléal donne une branche qui innerve le muscle adducteur antérieur chez Chama pellucida (288) et Macoma balthica (364). Chez d'autres espèces, le nerf du muscle adducteur antérieur provient directement du ganglion cérébropleural (Tabl. 1).

Alors que chez Dreissena polymorpha (148) il y en a plusieurs, un seul nerf innerve le muscle protracteur d' Anodonta cellensis (493). Chez la moule, ces muscles, très proches des ganglions cérébropleuraux, sont innervés par ceux-ci.

Chez les Mollusques qui n'ont pas de ganglions buccaux, entre autres la moule et le pecten, les ganglions cérébropleuraux innervent les palpes buccaux, la bouche et l'oesophage, comme on l'a décrit chez Mytilus galloprovincialis (376), Pecten tenuicostatus (229), Anodonta cellensis (493) et Dreissena polymorpha (148).

Les ganglions viscéraux de la moule sont situés sur la face ventrale du muscle adducteur postérieur, des deux côtés de la partie postérieure de la glande sexuelle. Ils sont reliés entre eux par une commissure viscérale, longue de 15 mm environ. Leur forme est allongée, irrégulière. Ils mesurent de 2 à 2,5 mm de longueur et ont une épaisseur voisine du millimètre. Contrairement à la moule, le ganglion viscéral du pecten est impair. Il s'étend dans la région postérieure du corps sur la partie inférieure du muscle adducteur et en surface. C'est une formation assez volumineuse, arrondie, étirée dans le sens latéral, épaisse d'environ 2 mm et mesurant de 3 à 4 mm de long.

On trouve chez quelques Mollusques des corpuscules supplémentaires, les ganglions palléaux, contigus aux ganglions viscéraux. Chez Macoma balthica (364), ces ganglions sont formés par un renflement du nerf palléal postérieur et sont situés en arrière du ganglion viscéral.

Les connectifs cérébroviscéraux sont issus des régions antérolatérales des ganglions viscéraux. Chez la moule, ils fusionnent avec les connectifs cérébropédieux avant d'entrer en contact avec les ganglions cérébropleuraux. Chez le pecten, par contre, ils atteignent ces ganglions indépendamment.

Les gros nerfs palléaux postérieurs qui innervent le manteau sont issus de la partie postérolatérale des ganglions viscéraux. Ces nerfs ont été trouvés chez tous les Bivalves (Tabl. 2). Chez les espèces qui possèdent des ganglions palléaux, on a observé un connectif viscéropalléal analogue à ce nerf. Le manteau est, dans ce cas, innervé par des nerfs issus des ganglions palléaux (364).

De la partie antérolatérale des ganglions viscéraux sort le nerf branchial. Comme les nerfs palléaux postérieurs, les nerfs branchiaux sont présents chez tous les Bivalves étudiés. De plus, chez beaucoup d'espèces, le nerf branchial prend naissance dans la même zone et présente une forme et des dimensions identiques (493, 545).

Les nerfs adducteurs postérieurs existent en nombre variable chez la plupart des Mollusques étudiés. Chez Sphaerium rivicola, S. lacustre, Pisidium henslowanum, il n'y en a qu'une seule paire (545), alors qu'il en existe deux chez Dreissena polymorpha (148) et trois chez Anodonta cellensis (493).

Chez quelques espèces, les organes viscéraux sont innervés par plusieurs paires de nerfs, issues de la commissure transversale qui unit les connectifs cérébroviscéraux (148, 288). On a décrit des petits ganglions préviscéraux chez divers Térédinidés (487) : ils sont absents, ainsi que la commissure transversale chez le pecten et la moule.

Les ganglions pédieux de la moule se trouvent sous la glande byssogène, à la base des muscles rétracteurs antérieurs du pied. Ces ganglions ont une forme légèrement allongée et un diamètre approximatif de 1 mm. La commissure qui les unit est très courte, de sorte que ces ganglions sont très proches l'un de l'autre. Chez le pecten, on trouve ces ganglions pédieux sur la partie supérieure de la base du pied. Ils sont encore plus rapprochés et seul un étranglement visible les sépare. Ils forment, généralement, une figure étirée latéralement, rappelant les ailes d'un papillon et mesurant 2 x 1 mm.

Chez la majorité des Bivalves étudiés, la musculature du pied est innervée par quatre paires de nerfs provenant des ganglions pédieux (Tabl. 3). Seuls, Dreissena polymorpha (148) et Pisidium henslowanum (545) ne possèdent que trois paires, tandis qu'on en compte plus de quatre chez Anodonta cellensis (493), Sphaerium rivicola et Ensis director (230). De ce même ganglion sortent des nerfs qui innervent la musculature du corps chez Macoma balthica (364) ou l'intestin et le stylet cristallin comme chez Pholas dactylus (254). Chez quelques espèces, les connectifs cérébropleuraux donnent naissance à des nerfs qui vont aux statocystes.

2. STRUCTURE DES GANGLIONS

Chez la moule de Gray et le pecten de Yeso, comme chez tous les Protostomiens, les ganglions ont le même plan d'organisation (Fig. 3). On trouve ainsi une couche corticale formée par les corps cellulaires des neurones, les processus axoniques formant le neuropile (148, 293, 330, 526, 527).

L'enveloppe du ganglion ou épînèvre (Fig. 4) est formée d'un tissu conjonctif dense, de même type chez tous les Mollusques. Elle joue un rôle mécanique de soutien et, du fait de la présence de vaisseaux hémolympatiques, assure une fonction métabolique (475). Des fibres de collagène constituent l'essentiel de l'épînèvre et forment par anastomose des plaques collagènes (206, 250).

Deux types fondamentaux de cellules s'observent entre les fibres et les plaques : les fibroblastes et les macrophages. On a décrit, à la périphérie de l'enveloppe, des cellules musculaires particulières dans lesquelles certains auteurs ont vu des myofilaments épais et d'autres fins (475). Conformément à d'autres recherches, le cytoplasme des myocytes apparaît riche en protéines, mais dépourvu d'organelles spécialisés (250). Des vaisseaux sanguins s'enfoncent dans l'épaisseur de l'enveloppe et fusionnent avec des lacunes ouvertes et anastomosées. Des fibres nerveuses avec des vésicules synaptiques dilatées, agranulaires, entrent en contact avec les parois des vaisseaux.

On trouve au voisinage des myocytes, dont la contraction assure la circulation de l'hémolymphe dans les vaisseaux, des axones semblables par leurs varicosités à ceux que nous venons de décrire (475). Des fibroblastes condensés, de une ou deux sortes, recouvrent la surface de l'enveloppe et leurs contacts sont des jonctions de type serré ("tight junction"). L'épînèvre et les lacunes où circule l'hémolymphe sont séparés des neurones par une couche de cellules gliales et par leurs prolongements.

Les péricaryons des neurones forment la couche corticale des ganglions (Fig. 3, 4). On n'a pas pu mettre en évidence une organisation particulière dans la disposition des corps cellulaires, au moins chez la moule. Chez le pecten, les très gros neurones sont proches de l'enveloppe. Les nerfs périphériques prennent naissance, d'une manière générale, à partir de groupes de cellules déterminées, très proches, et dont l'ensemble a reçu le nom de gangliomères.

Le neuropile forme la masse essentielle du ganglion. Il est constitué d'axones réunis en faisceaux, partiellement recouverts par la glie. On y rencontre d'une manière assez constante, des cellules nerveuses isolées ou en petits groupes.

Nombre de neurones des ganglions

Le nombre de neurones est variable dans les différents ganglions des Mollusques. Chez *Anodonta cygnea*, les ganglions cérébropleuraux ont peu de cellules et ce sont les ganglions viscéraux qui en comptent le plus (292, 557). La variation du nombre des neurones est liée aux particularités individuelles et spécifiques des animaux mais dépend aussi de la méthode que l'on utilise pour les dénombrer (10). On a recours le

plus souvent, à une méthode micrométrique où l'on ne retient que les fragments de neurones comportant un nucléole. Cette méthode n'est pas exempte d'erreurs : sa précision approximative par rapport à la réalité, dépend de toute une série de facteurs. Tout d'abord, le gros nucléole peut être brisé en plusieurs fragments par le microtome, du fait de sa position excentrique (405). Une erreur assez fréquente aussi est liée à la présence dans le noyau de deux ou plusieurs nucléoles (482). Ceci intervient dans l'estimation numérique et rend le comptage difficile. C'est pour cela que le nombre de neurones d'un même centre nerveux peut parfois se trouver multiplié par cinq, selon les auteurs (10).

Chez le pecten de Yeso et la moule de Gray, hormis la présence de deux gros nucléoles et leur position excentrique, la précision du calcul est liée à la grande variabilité des dimensions des neurones et à la prédominance de cellules de petite taille. En tenant compte des facteurs mentionnés, on a montré (Tabl. 4) que le nombre de neurones n'était pas le même dans les différents ganglions de la moule et du pecten, mais qu'il n'y avait pas de différences entre les ganglions droits et gauches. Le nombre de cellules dans tous les ganglions du pecten est supérieur à celui de la moule. C'est dans les ganglions cérébropleuraux de la moule que le nombre de neurones est le plus petit et dans le ganglion viscéral impair du pecten qu'il est le plus élevé. Cependant, le nombre total de neurones des deux ganglions droit et gauche de la moule dépasse celui du seul ganglion impair du pecten. La concentration de neurocytes dans un ganglion va, évidemment, de pair avec leur réduction. Le nombre total de neurones du système nerveux central, soit $228\ 777 \pm 9828$ chez la moule et $236\ 287 \pm 5522$ chez le pecten, est sensiblement égal dans les deux espèces. Pourtant, chez la moule, le nombre de neurones par unité de poids (958/g) est supérieur à celui du pecten (716/g).

Taille des neurones

Les dimensions des corps cellulaires (pericaryons) sont en rapport avec le nombre et l'étendue de leurs axones (208). La taille du pericaryon d'un neurone diminue avec la section de l'axone et la faculté correspondante de régénération (90). Chez les Mammifères, les cellules les plus grandes semblent les cellules motrices innervant le tissu musculaire strié. On connaît chez les Vertébrés inférieurs des neurones du cerveau (neurones de Mautner) dont les axones passent dans la moëlle épinière et ont des connexions à tous les niveaux. Des neurones géants ont été décrits chez les Nudibranches (546, 547). C'est dans la région postérieure des ganglions cérébropleuraux du triton (14) que ces cellules atteignent leurs plus grandes dimensions (jusqu'à 1000 μm).

La taille des neurones donne une idée de l'importance fonctionnelle des centres qu'ils forment, de l'étendue et du degré de ramification des axones. Chez les Invertébrés, les pericaryons de grande taille portent des processus fins et très ramifiés (373). On utilise, donc, la taille des neurones comme critère de classification et on distingue des neurones de grande taille, de taille moyenne et de petite taille (79, 91, 166).

Chez le pecten et chez la moule, il existe des différences spécifiques dans la taille des neurones (Tabl. 5) et seuls les petits neurones sont de même taille. Les neurones de grandes et moyennes dimensions du pecten ont une taille supérieure à celle des neurones

correspondants de la moule. La présence dans les ganglions du pecten d'éléments dont les dimensions dépassent celles des neurocytes de la moule est liée aux circonstances dans lesquelles vit ce Mollusque, en particulier, à sa mobilité, et aussi à sa taille générale plus grande. Chez les Bivalves, comme l'ont observé plusieurs auteurs, les dimensions des neurones sont en rapport avec la taille des individus (292). Prenons l'exemple de la moule dont le poids est très modeste, les neurones prédominants sont ceux dont le diamètre est inférieur à 30 μm (81).

Chez pecten comme il a été exposé plus haut, chaque classe de taille cellulaire occupe dans le cortex ganglionnaire une situation plus ou moins constante. Les grands neurones se trouvent sous l'enveloppe du ganglion, les cellules de taille moyenne viennent ensuite, tandis que les petits neurocytes sont refoulés à la limite du neuropile. Chez la moule et l'anodonte (293) il n'y a pas cette régularité topographique et les cellules de toutes tailles se répartissent sans ordre apparent.

Les plus grandes cellules nerveuses chez le pecten et la moule appartiennent aux ganglions viscéraux et pédieux, les plus petites aux ganglions cérébropleuraux (Tabl. 4). Mais dans tous les ganglions, ce sont les plus petits neurones qui dominent (plus de 50 %). Il y a relativement beaucoup de grandes cellules dans le ganglion pédieux du pecten : elles innervent les muscles du pied et du corps (Tabl. 6).

Types de neurones

Le neurone unipolaire semble la figure centrale des ganglions des Protostomiens (Fig. 5). Boroviaguine et Sakharov (14) ont défini sous ce terme une cellule dans laquelle les fonctions effectrices et réceptrices sont réunies dans l'unique processus cellulaire. Le corps cellulaire d'un neurone unipolaire se présente comme un centre trophique ; le processus qu'il émet se divise en trois segments fonctionnels différents. La partie proximale du processus ou segment intercalaire relie le péricaryon à la zone active et passe à un segment médian dilaté, récepteur, dont se détachent parfois de fines branches, comparables aux dendrites des neurones multipolaires. A cette partie réceptrice succède un segment distal, qui se présente comme un axone (14). Dans les grands neurones, il peut y avoir plusieurs segments ayant une fonction réceptrice et beaucoup d'axones.

Les neurones unipolaires dominent dans les ganglions du pecten et de la moule. Ceux du pecten sont de grands neurones qui forment des groupes dont les axones se réunissent en un seul faisceau nerveux.

Bien plus rares sont les neurones qui ont deux prolongements cellulaires issus de deux pôles opposés ou du même pôle de la cellule. Des neurones bipolaires ont été décrits dans les ganglions de l'anodonte (293), chez le Gastéropode Planorbis corneus (142) et dans le ganglion abdominal de Cryptomphallus aspersa (475). Il n'existe pas d'explication unique sur la fonction de ces cellules. Sanchis et Zambrano (476) considèrent les neurones bipolaires comme des éléments sensoriels dont le dendrite est à l'origine de récepteurs dans les tissus et dont l'axone forme la jonction intraganglionnaire. Chez les Crustacés (137), les neurones bipolaires apparaissent comme des cellules afférentes. D'après Torskaia et al. (142), ces cellules assurent l'intégration interganglionnaire. Toutefois, vu leur nombre relativement faible chez les Bivalves, le rôle de ces neurones bipolaires demeure inconnu dans la

physiologie nerveuse de ces animaux. Chez le pecten et la moule, leur fonction n'est pas claire.

Nous n'avons découvert de neurones multipolaires que chez le pecten (Fig. 6). On observe parfois les processus de ces cellules jusqu'au neuropile ; ils s'étendent plus rarement dans la couche corticale du ganglion. Des recherches analogues menées par Goubicza et Zs-Nagy les ont conduits à conclure que ce type de cellules assurait les jonctions intra- et interganglionnaires (293). Torskaĭa *et al.* (142) distinguent parmi ces neurones chez le Gastéropode Planorbis corneus, des cellules effectrices et d'autres intercalaires. Nous ne disposons pas d'arguments suffisants, sur la seule base des cellules multipolaires du pecten pour trancher ce dilemme.

L'attention se porte aussi sur un type particulier de cellules en raison de leur abondance. On rencontre, en effet, au milieu des petits neurones, des foyers de neurones apolaires. La présence de substances basophiles au sein de leur cytoplasme permet de confirmer leur origine nerveuse.

Un très grand nombre de neurones du pecten et de la moule sont des cellules neurosecrétrices typiques avec un grand rendement fonctionnel, impliquant des vitesses très rapides pour leur dégénérescence et leur régénération. On peut dans ce cas considérer les éléments apolaires comme un neurocambium *, du fait qu'ils compensent les pertes naturelles de cellules nerveuses dans les ganglions.

Structure du neurone

Bien que de tailles différentes, les neurones des Bivalves se ressemblent par leur structure (Fig. 7, 8). Les différences, comme l'a justement remarqué Zs-Nagy (560), sont quantitatives et concernent la plus ou moins grande abondance de substance basophile (corps de Nissl) et autres inclusions et parfois la distribution des structures submicroscopiques. A l'exception des neurones géants dans le cytoplasme desquels s'établit une zonation des organelles, tous les autres neurones ont une structure identique à celle des neurones de Gastéropodes (14, 483).

Les corps de Nissl apparaissent comme l'inclusion la plus caractéristique du neurone, leur aspect et leur abondance étant variable dans les différentes cellules (Fig. 9, A,B). Dans les petits neurones, la faible quantité de substance basophile, finement granuleuse, parfois pulvérisée, très souvent répartie régulièrement dans le cytoplasme, est typique. Dans les grands neurones ou dans les neurones de taille moyenne, les mottes glucidiques sont plus nombreuses et refoulées à la périphérie de la cellule.

La variété des aspects morphologiques des corps de Nissl et le degré de basophilie de la substance correspondent à des états fonctionnels déterminés du neurone (438). La substance basophile se pulvérise finement au cours d'un long travail ou après un effort fonctionnel bref et intense. Elle disparaît alors très rapidement du cytoplasme central. Ce phénomène, bien connu dans les neurones de Mammifères sous le nom de chromatolyse

* n.d.t. jeunes neurones, peu différenciés.

centrale, se présente de la même manière dans les neurocytes d' Anodonta cygnea après l'excitation électrique des ganglions viscéraux, pédieux et cérébropleuraux : beaucoup de neurones perdent ainsi leur substance basophile (472). Chez le pecten et la moule, on observe des variations saisonnières dans l'abondance des corps de Nissl. Ces variations sont en relation avec les cycles de sécrétion au sein de la cellule et reflètent les processus cycliques complexes qui se déroulent dans le système nerveux (16). En bref, la substance basophile des corps de Nissl se trouve dans un état dynamique et, de ce fait, on peut déceler dans les ganglions des Bivalves, à tout moment de l'année, des cellules nerveuses avec un degré de basophilie différent.

On considère généralement que l'équivalent ultrastructural de la substance de Nissl est le reticulum endoplasmique granulaire et l'ensemble des ribosomes libres du neurone (112). Dans les cellules nerveuses des Mammifères, chaque motte basophile représente tout un ensemble de membranes granulaires, orientées les unes par rapport aux autres dans des directions perpendiculaires. Des assemblages comparables de l'appareil membranaire n'ont pas été observés dans le cytoplasme des neurones de Bivalves (560) ; il n'y en a pas dans les neurocytes du pecten et de la moule.

Chez les Mollusques bivalves, le cytoplasme des neurones contient un réticulum endoplasmique vésiculaire. De petites vésicules lisses ou granulaires de 200 à 400 nm s'associent à des citernes dont le diamètre peut atteindre jusqu'à 1 µm et qui contiennent un matériel de faible densité électronique. Le rapport des ribosomes libres et fixés (15-18 nm) évolue en fonction de la saison. En hiver, par exemple, période où l'activité de synthèse du neurone est basse, ce sont les ribosomes fixés qui dominent. Au fur et à mesure que le cytoplasme du neurone perd des corps de Nissl, ils sont remplacés par du matériel Gomori - positif et de nombreuses petites vacuoles isolées. En microscopie électronique, à l'endroit occupé par ce matériel, on observe des granules peptidergiques de 150 à 300 nm, analogues à ceux qui se forment chez d'autres Mollusques (81, 433). La quantité de granules présents est soumise à des changements saisonniers. Ainsi, chez le pecten de Yeso, en été, il n'y en a pas ou bien très peu. Chez la moule de Gray, on peut, tout au long de l'année, observer des neurones avec un maximum d'inclusions neurosécrétrices (20).

Les inclusions cytoplasmiques lipidiques où dominent les phospholipides sont très caractéristiques des neurones de la moule (Fig. 10, A,B). Morphologiquement les lipides se présentent sous forme de petits grains de 0,5-1 µm ou de gouttelettes de 5 à 7 µm. Les grains et les gouttelettes fusionnent dès que le contenu de lipides augmente et le cytoplasme des neurones est, alors, rempli de ces substances depuis la membrane nucléaire jusqu'à la membrane plasmique. En microscopie électronique, les inclusions lipidiques prennent l'aspect de grains arrondis, sombres, aux contours nets. On ne rencontre pas de semblables inclusions chez le pecten de Yeso. A leur place, s'accumulent des polysaccharides, des mucopolysaccharides et du glycogène en forme de rosaces de 25 - 30 nm.

Chez ces deux Mollusques, le cytoplasme des neurones renferme un pigment granuleux jaune en quantité un peu plus grande chez la moule et un peu plus faible chez le pecten. Il est abondant en hiver, mais en été le nombre de cellules contenant ce pigment jaune diminue brutalement. En microscopie électronique, on a pu montrer que des corpuscules élémentaires forment ce pigment. On leur a donné le nom de cytosomes (439, 558, 561).

On en a décrit plusieurs types : trois, par exemple, pour les neurones de Scrobicularia plana (441) ; quatre pour Anodonta cygnea (560). Les deux auteurs de ces travaux ont observé et décrit des structures comparables, mais Zs-Nagy, en plus, a mis en évidence l'existence d'une forme intermédiaire, comportant les caractères des autres. Trois types de cytosomes (Fig. 11) caractérisent les neurones du pecten de Yesso et de la moule de Gray. L'un d'eux se présente avec des formes arrondies ou irrégulières, atteignant 0,5 à 2 μm dans leur plus grand diamètre. Ces cytosomes correspondent tout à fait au type I décrit par Odiete (441) ou aux mottes homogènes du cytoplasme des neurones géants du triton (14). Les cytosomes de ce type forment des plages, notamment à la périphérie du cytoplasme. Les cytosomes de type II sont bordés par une membrane nette et régulière et leur diamètre est d'environ 1,5 μm . Leur contenu n'est pas homogène : une couche corticale, dense aux électrons, s'étend sous la membrane du cytosome ; le centre, clair, est stratifié par des membranes concentriques. Les cytosomes de type III sont des formations assez larges, lamellaires, renfermant un matériel de densité moyenne aux électrons, des mitochondries modifiées et des granules de dimensions variées. Ces trois types ne sont pas tranchés, puisqu'il existe toutes sortes de formes de passage entre eux : les dénombrer et les caractériser n'est pas chose simple. C'est pour cette raison que Zs-Nagy a englobé toutes les formes intermédiaires rencontrées dans les neurones d'Anodonta cygnea en un seul type mixte (560). Il n'est pas douteux que tous ces types de cytosomes définis soient liés par leur genèse en une chaîne unique de restructurations dynamiques et complexes du pigment jaune.

La présence de caroténoïdes et d'enzymes respiratoires hémoprotéiques a été rapportée dans les travaux de Cain (204), d'Arvanitaki et Chalazonitis (152), de Karnaukhov et Varton (51, 52). Ces auteurs émettent l'hypothèse que les cytosomes interviennent dans l'approvisionnement énergétique de la cellule, dans les cas où la consommation d'oxygène des tissus est ralentie. Nous sommes enclins à adopter ce point de vue du fait qu'en hiver, en raison de l'aération de l'eau rendue difficile par la couche de glace, le nombre de neurones contenant du pigment jaune croît, puis diminue au moment où la surface de la mer se dégage de la croûte de glace, en général à l'approche du printemps (91).

Au cours d'expériences de microscopie à fluorescence, le pigment des neurones acquiert une lueur orange vif (223, 495, 560). L'injection de nialamide aux animaux, bloquant la désamination par oxydation, fait cesser la fluorescence du pigment en lumière ultraviolette. L'hypothèse énoncée est que le pigment jaune se trouve étroitement lié au métabolisme des amines biogènes et que de la sérotonine s'accumule probablement dans ses granules (495).

Les tentatives pour mettre en évidence des neurofibrilles dans les cellules nerveuses des Bivalves ont été longtemps infructueuses (126), ce que l'on a expliqué par un manque d'affinité du matériel du système nerveux de ces animaux pour les méthodes à l'argent. En réalité, il paraît très difficile d'étudier les cellules nerveuses des Invertébrés par imprégnation de sels de métaux lourds. Notons que les échecs sont d'autant plus fréquents que les neurones sont petits et concentrés dans le cortex du ganglion. C'est visiblement pour cette raison que, chez la moule et le pecten, l'imprégnation de l'appareil neurofibrillaire ne se révèle possible et effective que pour les très grands neurones. Cet appareil est formé d'assez grosses fibres, fortement argyrophiles, en nombre restreint autour du noyau, très serrées au départ de l'axone où on les individualise

d'ailleurs avec difficulté. Par l'examen ultrastructural des fibres continues, on peut discerner les microtubules et les microfilaments qui se concentrent dans le cytoplasme, surtout dans les zones où la densité de neurofibrilles est la plus forte (560). Bien que les microtubules et les microfilaments ne soient pas moins constants dans les neurones de petite taille, on n'est pas, cependant, parvenu à imprégner au nitrate d'argent une seule de ces cellules.

L'appareil de Golgi (Fig. 12) est représenté par de nombreux dictyosomes avec une position essentiellement proche du noyau. On distingue avec précision dans chaque dictyosome des paquets de membranes aplaties dont les extrémités sont souvent garnies de petits granules. Des grains denses et de petites vésicules, fusionnant souvent en citernes d'assez grandes dimensions, sont dispersés non loin du complexe membranaire. Le nombre de dictyosomes, comme leur structure, est soumis à d'importantes variations saisonnières. On trouve ainsi, durant la période d'activité sécrétrice des neurones, des zones de cytoplasme particulièrement étendues occupées par des dictyosomes et une abondante vésicularisation.

Les mitochondries tubulaires sont un caractère du cytoplasme des neurones du pecten et de la moule. Elles ont une forme subarrondie de 0,3 à 1 μ m de diamètre. On en décrit, en général, deux types : l'un avec une matrice dense, l'autre avec une matrice claire (560). Il est, cependant, peu probable que le degré d'opacité de la matrice puisse servir de critère pour définir deux types de ces organelles. L'état de la matrice reflète le phénomène des phases d'activité de la mitochondrie : elle apparaît ainsi soit dense, soit claire, en fonction du niveau du métabolisme énergétique. Cependant, les mitochondries dilatées, à matrice claire, sont souvent un effet posthume, conséquence d'une mauvaise fixation du matériel dans la procédure adoptée pour la microscopie électronique.

Il nous faut encore signaler, parmi les autres composantes ultrastructurales, des corpuscules multivésiculaires, des lysosomes primaires et secondaires, des corpuscules résiduels et des vésicules synaptiques monoaminergiques (417).

Le noyau est généralement unique et les cellules binucléées se rencontrent très rarement. Le fin réseau hétérochromatique est bien visible dans le caryoplasme avec quelques mottes de chromatine près de l'enveloppe nucléaire. Le nucléole, un, plus rarement deux, est de taille variable et se trouve au centre du noyau ou en position excentrique. La situation du noyau dans la cellule, comme celle du nucléole, n'est pas constante. Le noyau est refoulé à la périphérie dans les cellules chargées d'inclusions (matériel Gomori-positif, lipides, pigments jaunâtres...). L'ultrastructure du caryolemme, caractéristique, ne présente pas de différences avec celle des enveloppes nucléaires des autres membres du règne animal (483, 560).

En résumé, la dynamique de la structure des neurones du pecten de Yesso et de la moule de Gray est liée, de toute évidence, aux variations saisonnières de leur activité fonctionnelle.

3. ENZYMES DE LA MEDIATION CHOLINERGIQUE

L'acétylcholine (ACh) apparaît comme le médiateur de l'influx

nerveux dans les neurones cholinergiques. La choline et les groupes acétylés des produits intermédiaires du cycle des acides tricarboxés servent de matériel de base à sa synthèse. Un enzyme spécifique, l'acétylcholine-transférase (ACh-t, voir plus bas) catalyse le transport du groupement acétyl avec le coenzyme A sur la choline (419). La synthèse d'ACh est plus active dans les terminaisons des fibres nerveuses (304). Le médiateur formé s'observe alors dans des vésicules synaptiques sous une forme libre - ou bien lié avec de l'ATP et des fractions protéiques (232). Une certaine quantité du médiateur se trouve aussi dans le cytoplasme sans lien avec les vésicules (180).

L'inactivation de l'ACh excrétée est obtenue avec l'acétylcholine - estérase (ACh-e, voir plus bas) localisée à deux endroits dans le neurone, à la surface de la membrane de l'axone et dans l'axoplasme (193, 195, 353). L'enzyme est inégalement réparti : le réticulum endoplasmique, les membranes pré - et post synaptiques, les noeuds de Ranvier en sont riches (263, 375). Selon Bruce (193), il existe une grande activité enzymatique dans l'espace compris entre l'axolemme et la membrane de la cellule gliale. De toutes les parties du neurone, ce sont les varicosités préterminales et terminales des axones les plus riches en ACh-e, puisque près de 50 % du contenu total de l'enzyme s'y trouve synthétisé (351).

Cette localisation de l'enzyme ACh-e est tout aussi caractéristique des neurones de Mollusques bivalves. Chez le pecten, on a décelé une grande activité de cet enzyme dans le neuropile où sa répartition est irrégulière. Les dépôts de sulfite de cuivre, produit final de la réaction histochemique, forment précisément des plages de tailles et de formes variables (Fig. 13). La zone d'extension du précipité dans le neuropile permet de supposer que l'activité de l'ACh-e coïncide étroitement avec les zones synaptiques. Dans les fibres nerveuses, les axones des connectifs, par exemple, l'activité enzymatique est faible et l'enzyme n'a pas été mis en évidence dans les péricaryons. Un parallélisme semblable entre l'activité et la répartition de l'ACh-e a été établi chez Mytilus edulis et M. galloprovincialis (272).

Chez la moule de Gray, on n'a pas trouvé d'ACh-e dans les neurones, bien que des structures cholinoréceptrices aient été mises en évidence (72). Une constatation semblable a été faite chez les Mollusques d'eau douce Elliptio complanatus (331), Anodonta cygnea, A. piscinalis, Unio tumidus (563), chez lesquels les formations nerveuses réagissent négativement à l'ACh-e, alors que des organes comme le coeur présentent des cholinorécepteurs (107).

Les résultats négatifs des recherches histochemiques peuvent s'interpréter par la sensibilité insuffisante de la méthode utilisée, d'une part, et par les mécanismes particuliers de l'inactivation de l'ACh, d'autre part. On a ainsi montré que l'influence du médiateur sur l'effecteur pouvait diminuer sans participation de l'ACh-e, lors de sa diffusion à partir d'une fente synaptique (349). Chez certains Bivalves, l'ACh est inactivée dans l'hémolymphe par la véritable ACh-e (531). De plus, les effets de l'ACh peuvent être inhibés par la sécrétion de substances qui abaissent le seuil d'excitabilité des cholinorécepteurs (108). Il existe sûrement chez les Bivalves, des niveaux différents de spécialisation du système cholinergique avec un mécanisme d'inactivation du médiateur par contact (inactivation locale) ou à distance (inactivation diffuse).

La découverte de la réaction histochemique relativement simple

pour l'ACh-e a conduit à une conclusion fautive, à savoir que l'on pouvait facilement diagnostiquer les neurones cholinergiques sur la seule présence de l'hydrolase de l'ACh. Dans la dernière décennie, le domaine de l'ACh-e s'est considérablement agrandi puisqu'on a retrouvé l'enzyme des neurones dans la paroi des capillaires (24, 296, 333), dans des astrocytes (222), dans des ganglions périphériques (291) et dans le sarcoplasme des fibres musculaires (75). La vaste distribution de l'ACh-e a jeté un doute sur la complète similitude de l'enzyme dans des cellules génétiquement dissemblables et cela d'autant plus que de nombreux isomères ont été découverts au milieu d'autres enzymes. La réponse à cette question a été fournie par une série d'expériences. Kokko (352) a ainsi trouvé un isoenzyme de l'ACh-e dans les ganglions de la moëlle épinière des Vertébrés, où, selon Ouloumbekov et Bakouev (129), Bakouev et Ouloumbekov (5), il existerait, pour le moins, deux formes moléculaires de l'enzyme. Des formes isomères de l'ACh-e ont été également découvertes dans les ganglions sympathiques et parasympathiques (350). Certaines modifications moléculaires de l'enzyme sont sans rapport avec la médiation cholinergique. Les résultats de recherches histochimiques parallèles et de recherches neurophysiologiques, faites sur les corpuscules de Vater-Pacini et les bandes de Krause *, permettent d'assurer que l'ACh de ces récepteurs ne participe pas à l'acte primaire de perception, mais que leur choline-estérase, tout à fait authentique, intervient, très probablement, dans le contrôle des processus de transport des métabolites (130).

De nouvelles possibilités pour démasquer les fonctions cholinergiques du neurone sont liées aux recherches sur l'acétylcholine - transférase ou ACh-t, enzyme de synthèse de l'ACh, présent dans les membranes de vésicules synaptiques (362). Il est certain que l'étude des deux enzymes qui contrôlent le métabolisme de l'ACh, permet une représentation plus complète et plus fidèle des propriétés des neurones cholinergiques, mais nous n'avons pas pu utiliser cette possibilité.

La technique pour mettre en évidence l'ACh-t (201-203) est basée sur la formation, dans les endroits où elle se trouve, d'un précipité CoA-S-Pb, résultat de la liaison du plomb (Pb++) et de l'acétylCoA-SH provenant de l'acétate-S-COA, lui même dérivé de l'acétylation de la choline. Dans la réaction suivante, on précipite avec une solution de sulfite d'ammonium, le produit coloré PbS.

On empêche le développement d'une réaction accessoire non spécifique en utilisant des inhibiteurs comme le di-isopropyl fluophosphate (203-343). La validité de la méthode a été contrôlée dans plusieurs laboratoires, comme par exemple, le Département de Pharmacologie de l'Université de Zurich (368). La technique d'étude de l'ACh-t et ses modifications pour le système nerveux central et périphérique a été exposée dans des travaux récents (94, 99, 100, 101).

On utilise, cependant, encore fort peu cette méthode. Chez les Invertébrés marins, seuls les systèmes nerveux du pecten (91) et de l'Opisthobranch Aplysia californica (280, 407) ont été testés avec un résultat positif. L'enzyme a été décelé dans le péricaryon, parfois au début de l'axone, dans environ 25 % des cellules, ce qui correspond assez bien au nombre de neurones cholinergiques déterminés dans les études ultrastructurales du neuropile des Bivalves (242, 560).

* n.d.t. : bandes T

Le précipité formé présente des variations de densité et de couleur, une structure granuleuse ou homogène, une localisation précise ou diffuse dans le cytoplasme. On a identifié en fonction de ces données, trois types de neurones (Fig. 14, A, B, C).

Les cellules de la première catégorie contiennent un dépôt homogène, jaune ou marron clair, régulièrement réparti dans le cytoplasme, avec de temps en temps de petits grains ou de petits amas. Dans le second type cellulaire, le précipité forme des anneaux de largeurs différentes autour du noyau. Il est marron foncé et a une structure homogène ou granuleuse. Les dépôts les plus massifs s'observent dans un troisième type de neurones, le précipité occupe, en effet, tout le volume du cytoplasme, sous forme d'amas ou de grains et sa couleur est marron foncé. La masse du précipité et sa couleur permettent donc d'évaluer l'activité de l'ACh-t. Mais, dans la mesure où celle-ci est elle-même variable, liée sans aucun doute à l'état fonctionnel du neurone, les types cellulaires définis dans cette classification caractérisent un état éphémère de la cellule et peuvent se rencontrer sous différentes combinaisons, notamment dans les ganglions du pecten. On trouve parmi les neurones qui réagissent positivement, surtout des neurones unipolaires, mais il n'est pas rare de rencontrer des cellules multipolaires avec un dépôt finement granuleux au départ des processus.

La synthèse partielle d'ACh-t dans le corps du neurone et son transport dans les terminaisons ont été démontrés expérimentalement (253). On ne doit donc pas s'étonner de la localisation de cet enzyme dans le péricaryon. Pourtant, la majeure partie de l'enzyme (jusqu'à 56 % de l'activité totale) est élaborée et concentrée dans les régions préterminales et terminales de l'axone, c.a.d. là où se trouvent les vésicules cholinergiques. On n'a pas, cependant, décelé d'ACh-t dans le neuropile des ganglions du pecten. Ceci s'explique par le fait que l'ACh-t se trouve sous deux formes dans le neurone : l'une, stable mais inactive, cytoplasmique ; l'autre labile, active, dissoute, essentiellement axonique. Du fait des techniques histochimiques actuelles, toute l'ACh-t dissoute est perdue dans le processus de formation du précipité (202).

Ainsi, grâce à des techniques modernes, on a pu mettre en évidence les enzymes du métabolisme cholinergique dans les différentes parties du neurone. Chez le pecten de *Yeso*, l'ACh-e se trouve essentiellement dans les neuropiles et l'ACh-t, exclusivement dans les péricaryons. Chez la moule de *Gray*, on ne trouve pas, dans les neurones, en général, d'ACh-e. La question est de savoir si la moule de *Gray* et le pecten de *Yeso* peuvent être considérés comme des modèles significatifs dans la classe des Bivalves, quant aux aspects de leur métabolisme cholinergique, ou s'il y a parmi ces Mollusques, des espèces dotées d'un métabolisme caractérisé par d'autres propriétés, pour ce médiateur. Cette question est pour le moment en suspens. En tout cas, l'étude des mécanismes de transmission peut être une clé pour résoudre les problèmes d'évolution des médiateurs chez tous les types de Mollusques, en admettant que l'inactivation locale de l'ACh n'est complètement réalisée que chez les Gastéropodes (120). On ne peut pas dire jusqu'à quel point le mécanisme d'inactivation locale de l'ACh est parfait chez le pecten de *Yeso*, mais on peut affirmer avec certitude qu'il n'existe pas chez la moule de *Gray*.

4. AMINES BIOGENES

Les amines biogènes, en tant que transmetteurs de l'influx nerveux, sont largement présentes dans le système nerveux des Mollusques (530, 537).

Il y a chez les Bivalves des catécholamines (dopamine et noradrénaline) et des indolealkylamines (sérotonine) mises en évidence par la microscopie à fluorescence, l'autoradiographie, au niveau photonique et en liaison avec la microscopie électronique, ainsi que par des expériences d'injections dans les organismes vivants de substances pharmacologiques dont le rôle est d'inhiber ou de renforcer l'activité des monoamines (128, 310, 495, 496).

On pense que la sérotonine est l'amine essentielle des Bivalves marins et d'eau douce. D'après les études spectroscopiques de Stefano et al. (495, 496), le taux de sérotonine, dopamine et noradrénaline du système nerveux central de Mytilus edulis est évalué respectivement à $67,28 \pm 2,49$; $37,25 \pm 0,6$ et $3,57 \pm 0,52$ $\mu\text{g/g}$. On suppose que la noradrénaline ne joue pas un rôle réel dans la transmission de l'influx nerveux. Des rapports à peu près semblables entre ces trois amines ont été trouvés dans le système nerveux central d'Anodonta cygnea (310). Les catécholamines et la sérotonine sont présentes dans les corps cellulaires du cortex comme dans le neuropile, mais en quantités très différentes. Chez certaines espèces, Anodonta cygnea, Quadrula pustulosa, Elliptio complanata, Mytilus edulis, Mactra stultorum, les péricaryons contiennent essentiellement de la sérotonine et les axones de la dopamine (243, 309, 417, 418).

La localisation de la sérotonine dans la cellule est liée à deux structures subcellulaires : aux granules du réticulum lisse du cytoplasme et aux microtubules de l'axone. On a révélé, par la méthode de Falck, des granules jaunes de sérotonine dans le cytoplasme des cellules gliales en fournissant à l'organisme des Bivalves des précurseurs de la sérotonine ou en inhibant la monoamine-oxydase par de l'iproniazide (559).

La sérotonine contenue dans les organes du système nerveux des Bivalves a un taux variable, ce qui montre indirectement une variation de l'importance des neurones sérotoninergiques des ganglions. Par des études de chromatographie sur le système nerveux d'Anodonta cygnea et d'Unio pictorum, en combinaison avec la microscopie à fluorescence, on a pu montrer la présence de sérotonine dans tous les ganglions et connectifs de ces deux espèces, mais en quantités différentes. Le taux des monoamines est maximum dans le ganglion cérébropleural et minimum dans le ganglion viscéral et dans les connectifs cérébraux. Le taux de 5-HT est faible dans le muscle adducteur où l'on ne localise cette amine que dans les filets nerveux (307). Des expériences de physiologie ont mis en évidence le rôle primordial des mécanismes sérotoninergiques dans la régulation du système musculaire de Mytilus edulis et d'Anodonta cygnea (308, 554).

D'autre part, les catécholamines sont représentées dans le système nerveux des Bivalves. La dopamine, par exemple, existe dans un nombre limité de neurones du cortex des ganglions mais se trouve dans la plupart des axones du neuropile. Comme la sérotonine, la dopamine est liée, au niveau subcellulaire, au réseau endoplasmique de la cellule et aux microtubules de l'axone aussi bien qu'aux vésicules synaptiques à cœur dense dans les terminaisons nerveuses (417). Conformément à une hypothèse

généralement admise et fondée expérimentalement, la dopamine apparaît comme le médiateur essentiel du neuropile des Bivalves.

Une question très discutée dans la littérature est celle de la possibilité pour un même neurone d'accumuler différentes amines biogènes (199). Pourtant, toutes les données expérimentales montrent que chez les Mollusques les neurones dopaminergiques et les neurones sérotoninergiques sont indépendants. Dans des expériences conjointes³ de microscopie à fluorescence et d'autoradiographie, après injection de ³H-sérotonine et de ³H-dopamine à des Bivalves et à des Opisthobranches, on a pu voir que, sur une même coupe les cellules marquées étaient différentes pour chaque substance (153, 417, 418, 509). Des expériences basées sur l'épuisement de la réserve de monoamines confirment aussi la localisation de la sérotonine et de la dopamine dans des neurones différents. Par injection de réserpine ou par inhibition de la synthèse des monoamines par l'actinomycine D, on a pu définir très tôt le système dopaminergique et un peu plus tard le système sérotoninergique (243, 559). Cependant, en raison de la toxicité des doses introduites dans l'animal, voire létales, la dopamine et la sérotonine peuvent provisoirement s'accumuler dans n'importe quel neurone aminergique, ce que l'on peut considérer comme une réaction de défense de l'organisme vis à vis d'une influence néfaste des monoamines.

La distribution des monoamines a été établie avec la microscopie à fluorescence selon la méthode de Falck chez le pecten de Yeso et la moule de Gray et la localisation comparée à celle d'autres Mollusques. Dans le cortex, des corps cellulaires s'illuminent intensément et dans le neuropile, des fibres nerveuses et parfois des terminaisons nerveuses (Fig. 15, A, B, C,). La plupart des neurones détectés émettent une lumière jaune-vert, parfois orangée ou dorée. Une très petite partie des corps cellulaires brille d'une lumière vert-émeraude, comme les axones et les terminaisons du neuropile. On admet généralement que la luminescence jaune caractérise la sérotonine et la verte les catécholamines, ce que l'on peut démontrer par des expériences simultanées d'autoradiographie et de microscopie à fluorescence. En dehors de leur couleur, la sérotonine et la dopamine se différencient par leur aspect structural : la première présente sous forme de granules, la seconde répartie de manière diffuse dans le cytoplasme de la cellule (495).

Comme dans tous les travaux actuels sur les Bivalves, on a donc mis en évidence chez le pecten de Yeso et la moule de Gray deux systèmes aminergiques fondamentaux, l'un sérotoninergique, l'autre dopaminergique. Il ne faudrait pas conclure trop vite que seul un nombre insignifiant de neurones peut synthétiser et accumuler de la noradrénaline, car il est difficile de la différencier de la dopamine uniquement par la microscopie à fluorescence.

D'après des expériences d'autoradiographie, un petit nombre de cellules nerveuses³ dans le ganglion pédieux de l'anodonte est capable d'accumuler de la ³H - noradrénaline et l'étude biochimique du système nerveux de Mytilus edulis confirme l'existence de cette substance en quantités infimes dans tous les ganglions (496).

Monoamine - oxydase

On connaît bien la plupart des mécanismes d'inactivation des

catécholamines et de la sérotonine. Parmi ceux-ci on accorde une grande importance à la liaison des monoamines avec des protéines et l'ATP par oxydation quinonique, par désamination oxydative avec participation de la monoamine - oxydase (MAO) et par méthylation où le rôle essentiel est joué par la catéchol - O - méthyltransférase (COMT).

Chez les Bivalves, le métabolisme des catécholamines et de la sérotonine, particulièrement de la chaîne terminale qui assure leur transformation en composés actifs, a été peu étudié.

On sait, cependant, que les mécanismes de capture des monoamines endogènes et exogènes existent chez ces animaux, tout comme chez les Vertébrés. L'injection de précurseurs marqués de la sérotonine, de la dopamine et de la noradrénaline, de même que la saturation du milieu intérieur des animaux par ces substances, provoque toujours un accroissement de leur taux dans le système nerveux, notamment dans le neuropile (310, 417, 495). On pense que les cellules gliales participent à l'inactivation des monoamines en les accumulant à partir de l'excédent du milieu intérieur (241).

Un rôle important est joué par les processus de méthylation dans les composés intermédiaires de la transformation des catécholamines et de la sérotonine, chez les Mollusques comme chez les Vertébrés. Toutefois le nombre de données sur l'enzyme COMT est extrêmement limité chez les Bivalves (408). Par ailleurs, dans la mesure où la dopamine et la sérotonine, qui sont les principales monoamines des Mollusques, se montrent très sensible à la MAO (354, 355), on peut s'attendre à trouver un mécanisme de désamination oxydative bien développé chez ces animaux. De plus, la MAO catalyse la réaction de capture des monoamines dans le milieu intercellulaire et c'est un mécanisme très répandu chez les Bivalves. Tout ceci suppose une assez grande activité de la MAO dans leur système nerveux. Pourtant, l'étude histochimique de l'enzyme a fourni des résultats contradictoires : avec les méthodes actuelles, la MAO n'existerait pas chez les uns (205, 408) et n'aurait chez les autres qu'une faible activité (311, 335, 400).

Chez le pecten de Yesso et chez la moule de Gray, la majorité des neurones donnent une réaction faible pour la MAO. Une coloration bleu clair, diffuse ou avec un aspect finement granuleux, apparaît dans le cytoplasme (Fig. 16), donnant l'impression que le nombre de neurones contenant la MAO correspond à peu près à celui des neurones luminescents, mis en évidence dans les ganglions par la méthode de Falck. Visiblement, la MAO, présente dans les neurones de la moule et du pecten, est bien en rapport avec les processus monoaminergiques. Malgré l'abondance des formes moléculaires de la MAO et la spécificité de leur substrat (277, 301, 486), on admet que l'enzyme présent dans le neuropile prend part à la transmission de l'influx nerveux dans les synapses monoaminergiques (266, 276, 277).

La localisation de la MAO dans les neurones n'a été établie que pour un nombre limité d'espèces. En dehors du pecten et de la moule (91), on a aussi noté la présence de cet enzyme dans les cellules nerveuses d'Anodonta cygnea et de Quadrula pustulosa (311, 418, 559), c'est dire que chez les Mollusques, la MAO n'a pas fait l'objet d'une recherche systématique. Ceci pour indiquer que les résultats négatifs s'expliquent, non par l'absence de la MAO des neurones, mais par un défaut d'adaptation et un manque de sensibilité des méthodes de recherche et par l'insuffisance et le caractère fragmentaire de l'étude de cet enzyme, sans

aucun doute, important.

5. NEUROPILE

Dans le neuropile des Prostomiens, les influx nerveux sont transmis à d'autres neurones avec des changements qualitatifs et quantitatifs, assurant ainsi l'activité du système nerveux au niveau de l'impulsion, de la coordination et de l'intégration. Chez les Bivalves, le neuropile occupe une vaste zone centrale à l'intérieur des ganglions et apparaît clairement en microscopie photonique, comme un lacis assez simple et non agencé de fibres nerveuses.

Des cellules gliales et des neurones de petites et moyennes dimensions, isolés ou groupés, se trouvent éparpillés au milieu des axones dans le neuropile. Le caractère primitif de la structure du neuropile, ressenti en première impression, disparaît à l'examen ultrastructural. On découvre sur les coupes ultrafines une étonnante variété de sections transversales et longitudinales d'axones sans enveloppes gliales (Fig. 17). Le diamètre des fibres nerveuses est assez variable, surtout chez le pecten dont les neurones ont des tailles très différentes dans les divers ganglions. Les limites de variation des sections transversales des axones sont comprises entre 0,1 et 4 μm . On distingue, chez l'anodonte et divers autres Bivalves, en fonction du diamètre des axones, deux types d'axones : < 2 et > 2 μm (560) ou trois types : de 0,1 à 1 ; de 1 à 1,5 et de 1 à 3 μm et même un nombre plus grand de types. Les travaux d'électrophysiologie permettent d'établir que chez Anodonta cygnea, il y a trois types de fibres, possédant des caractéristiques fonctionnelles différentes (363). Il est facile de séparer trois types différents d'axones dans le neuropile du pecten et de la moule. Mais, chez la moule, les axones les plus fins, comme les fibres les plus grosses du pecten (d'un diamètre supérieur à 1,5 - 3 μm), ne sont pas choses rares. On a pu caractériser dans tous les axones des microtubules typiques d'une longueur allant jusqu'à 6 μm . Par endroits, des filaments fins (5 - 7 nm) et spiralés les remplacent. Des mitochondries tubulaires, avec une matrice claire ou dense, peuvent avoir une longueur de 2 à 3 μm . La matrice de l'axone contient aussi, par endroits, des granules du reticulum endoplasmique.

Types d'axones

La classification actuelle des axones du neuropile se fonde sur les particularités de la structure des vésicules synaptiques. Le contenu et la taille des inclusions paraissent assez variables, tout comme leur forme arrondie, plus ou moins régulière. Dès les premières études ultrastructurales sur le système nerveux, deux types de vésicules ont été distinguées : agranulaires et granulaires. Ces deux types ont été également retrouvés chez les Bivalves (238, 244, 330, 560).

Des axones avec des vésicules agranulaires ont été décrits chez tous les Invertébrés, bien que dans quelques groupes d'animaux, les Coelentérés par exemple, en raison de la taille variable, de la forme et du nombre limité d'inclusions, il soit difficile de les différencier des vésicules de pinocytose habituelles (313, 539, 540, 541). Des varicosités axoniques, remplies de petits granules transparents aux électrons, tout à

fait caractéristiques, ont été décrites chez les Vers plats (444), les Nemertes (500), les Insectes (189), les Crustacés (358), les Annélides (294), les Echinodermes (212, 213, 214). Il existe aussi des preuves irréfutables de la présence d'axones avec des vésicules synaptiques agranulaires dans le S.N. des Céphalopodes, des Gastéropodes et des Bivalves (284, 401, 560, 562).

Chez le pecten de Yeso et la moule de Gray, les axones avec une population de vésicules transparentes représentent 25 à 30 % des fibres du neuropile (Fig. 17). Les vésicules ont une forme régulièrement arrondie ou quelque peu aplatie et une taille de 25 à 70 nm. Les vésicules sont réparties assez régulièrement dans quelques axones ; le plus souvent on n'observe que des vésicules isolées dans la partie centrale de l'axone et parallèlement leur concentration est forte dans la zone proche de la membrane.

Actuellement, il n'est pas absolument certain que les vésicules transparentes contiennent de l'acétylcholine ; en effet, des vésicules de taille et d'apparence semblable renferment du GABA, de la glycine ou de la glutamine. Cependant, l'étude par centrifugation de cerveau homogénéisé (459, 543) et de ganglion (sympathique) cervical supérieur (548) a montré que la fraction contenant les vésicules claires renfermait de l'acétylcholine. Toutefois, la question du rapport entre ces vésicules et l'acétylcholine ne pourra être résolue que lorsqu'elles seront spécifiquement marquées par une méthode histochimique. Mais les expériences pour démasquer l'ACh dans les vésicules par un mélange d'iodure de zinc et d'acide osmique se sont révélées inutilisables, la méthode n'étant pas spécifique (144, 145, 544). Malgré tout, la présence d'une population plus ou moins identique de vésicules transparentes dans les axones d'Invertébrés indique une participation de l'ACh dans le mécanisme de transmission de l'influx nerveux (216).

La présence de médiateurs aminoacides n'a pas été mieux démontrée chez les Bivalves que chez les Gastéropodes (120). D'après Zs-Nagy (560), 74 % des axones du neuropile de l'anodonte contiennent des vésicules à cœur dense, correspondant au second type de la classification établie par Grillo et Palay (290). Les profils d'axones, observés sur les clichés de microscopie électronique, renferment des vésicules avec un granule central dense, de 20 à 30 nm de diamètre, et un certain nombre de vésicules agranulaires, d'aspect extérieur absolument comparable aux vésicules où s'accumule l'ACh. On a considéré la présence simultanée de deux types de vésicules dans un même axone comme la preuve de la transmission de l'influx nerveux par deux médiateurs hétérogènes, l'acétylcholine et la noradrénaline. Des recherches ultérieures ont indiqué que l'apparition de vésicules transparentes au milieu de granules denses était probablement liée à d'autres causes. On sait que le contenu dense des vésicules synaptiques est aisément détruit par l'emploi de fixateurs à pénétration lente, ce qui accroît l'hétéromorphose des granules sur les électrographies.

Selon les travaux d'Elekes et Zs-Nagy (244), après une double fixation au glutaraldéhyde - acide osmique, cinq types de vésicules sont reconnaissables dans les ganglions cérébropleuraux et pédieux de l'anodonte : 1) des vésicules transparentes ; 2) de petites vésicules à cœur dense ; 3) de grandes vésicules à cœur dense ; 4) de grandes vésicules à cœur dense excentré ; 5) des granules peptidergiques neurosécrétoires. Les trois premiers types sont majoritaires, tandis que les quatrième et cinquième types se rencontrent rarement. On observe deux

maxima sur l'histogramme de distribution des fréquences des granules, mais par action de la réserpine, on provoque une réduction générale de leur diamètre. Après fixation des ganglions dans 1,5 - 4 % de MnO_4K , on trouve deux types principaux de vésicules synaptiques : 1) des⁴ petites à cœur dense et 2) des petites avec un contenu transparent aux électrons.

Hormis la préparation défectueuse du matériel, l'apparition de vésicules agranulaires peut être entraînée soit par leur incapacité momentanée à se remplir de la substance correspondante, soit qu'elles se trouvent dans une phase où le médiateur en est complètement retiré (377).

Actuellement, on a accumulé les données qui semblent indiquer que les vésicules à cœur dense contiennent des amines biogènes, catécholamines et sérotonine. La noradrénaline tritiée, injectée dans l'organisme, ne se retrouve que dans les axones qui contiennent des vésicules à cœur dense (262, 372, 447, 550). Les expériences d'épuisement (325, 446, 515, 518) ou d'accroissement du dépôt des monoamines (103, 236, 255, 341), de même que la dénervation sélective du sympathique, réalisée par voie chirurgicale (259, 328, 467, 511) ou pharmacologique (200, 318, 512), ont montré l'existence dans l'organisme des Vertébrés d'une relation étroite entre le nombre de vésicules granulaires et la quantité de catécholamines des axones.

Il existe de semblables relations chez les Mollusques. Ainsi, l'injection de dopamine marquée au Bivalve Quadrula pustulosa (417, 418) fait apparaître en microscopie électronique un marquage essentiellement dans des vésicules synaptiques à centre dense aux électrons. Les axones du neuropile de ³Mactra stultorum contiennent aussi bien de la ³H - dopamine que de la ³H - sérotonine dans des vésicules à cœur dense d'un diamètre de 70 - 150 nm (240). L'injection de 6-hydroxytryptamine ou de 5-6-dioxytryptamine à l'anodonte entraîne des changements effectifs dans les terminaisons monoaminergiques. La conséquence immédiate de l'action de ces substances est la réduction du nombre et de la taille des vésicules à cœur dense. Ensuite des modifications dystrophiques brutales se produisent dans les axones du neuropile : il apparaît ainsi une quantité de multivésiculosomes, de corps denses, bordés par plusieurs membranes, d'énormes renflements axoplasmiques d'une très grande densité électronique (239, 242).

Parmi les vésicules granulaires monoaminergiques, comme on l'a déjà mentionné (Fig. 18, A, B), il en existe des petites (25 - 50 nm) et des grandes (160 - 170 nm) (331). Dans une faible portion des axones, on distingue des petites vésicules granulaires d'aspect clair; dans la partie principale des fibres s'y ajoutent des granulations denses et volumineuses. Il n'est pas rare, non plus, de rencontrer des axones avec quelques grandes vésicules granulaires, comparables au premier coup d'oeil, aux granules élémentaires peptidergiques. Cependant, à la différence de ceux-ci, les premiers, marqués par la ³H-dopamine, sont d'une taille moyenne plus petite, ont un large intervalle transparent (halo) et leur matériel est assez fréquemment réparti de façon excentrique (239). En renforçant la réserve interne de monoamines par de la noradrénaline et de la dopamine exogènes, on accroît la quantité de ces grosses vésicules (103). On présume que les petites vésicules (25 - 50 nm) avec un granule central moucheté contiennent des catécholamines : chez les Bivalves, il s'agit essentiellement de dopamine. Les grandes vésicules à cœur dense avec un gros granule central ou décentré contiennent de la sérotonine. Pourtant, les tentatives pour identifier le contenu des grandes vésicules à cœur dense comme un médiateur possible sont restées

sans succès (210, 226, 435). En rapport avec ceci, des chercheurs (329) ont conclu à la capacité des grandes vésicules d'un même axone aminergique à se remplir d'amines de structures chimiques différentes.

Selon l'une des hypothèses formulées, les grandes vésicules à cœur dense se formeraient dans le corps du neurone et seraient ensuite transportées le long de l'axone jusqu'à la terminaison nerveuse où elles se scinderaient en petites vésicules granulaires (156, 489). Cependant, les recherches de Taxi (510) divergent avec cette hypothèse. D'après les données de cet auteur (510), la migration du médiateur à partir du péricaryon vers les terminaisons est insignifiante et ne concerne qu'une faible proportion du contenu total des amines dans l'axone. Les principales réserves de monoamines se constituent au moyen d'une synthèse "in situ" et d'une capture dans le milieu intercellulaire, c'est à dire qu'il manque le lien, dans la genèse, des grosses et petites vésicules. Selon d'autres données, la formation des grandes vésicules à cœur dense est liée non seulement à l'accumulation des monoamines, mais aussi à celle d'autres substances : enzymes spécifiques et protéines, intervenant dans la sécrétion du médiateur dans les terminaisons (261, 489).

En résumé, le lien entre les monoamines et les vésicules à cœur dense est démontré chez les Bivalves d'une manière bien plus convaincante que la présence d'ACh dans les vésicules transparentes. Pourtant on n'est pas arrivé à différencier les grandes vésicules à cœur dense sur leur contenu en dopamine et en sérotonine.

Un troisième groupe d'axones du neuropile renferme des granules peptidergiques caractéristiques (Fig. 18, C) avec une structure particulière, bien connue chez tous les animaux. Le matériel est localisé au centre du granule élémentaire et a une densité électronique variable. Généralement, ses limites sont nettes et une bordure étroite et transparente le sépare de la membrane. La taille des granules varie de 120 à 300 nm. Le nombre d'axones contenant des granules neurosécrétoires peptidergiques dépend des variations saisonnières. Chez le pecten de Yesso et la moule de Gray, il est lié à l'activité génitale (18, 19).

La classification des axones sur l'aspect extérieur des vésicules a une valeur relative, puisque l'on rencontre fréquemment dans le neuropile des Mollusques, et spécialement dans celui du pecten, des fibres nerveuses contenant tous les types de vésicules. Des granules peptidergiques, en particulier, coexistent habituellement dans un même axone avec des vésicules transparentes ou des vésicules à cœur dense (92, Fig. 18, D). On ne trouve pas ce type mixte d'axones chez le pecten en période de repos sexuel. On suppose que les granules peptidergiques s'unissent soit aux vésicules à cœur dense qui contiennent de la sérotonine, soit aux vésicules transparentes qui renferment de l'ACh, ces deux médiateurs stimulant la neurosécrétion (3, 91).

Des petites vésicules transparentes, de grandes ou petites vésicules à cœur dense, comme on l'a déjà dit, sont assez fréquemment présentes dans un même axone. On attache une certaine importance à ce fait, de la même manière que l'on considère la présence d'un élément cholinergique dans un axone adrénergique (197, 198).

Le neurone peut, en effet, contenir en même temps plusieurs substances qui passent pour des médiateurs (190). Ainsi des neurones cholinergiques et adrénergiques, chez les Mammifères et les Echinodermes, renferment de la glycine ou du glutamate. La coexistence du glutamate et

du GABA au même endroit est tout à fait indispensable puisque le premier sert de base à la synthèse du second. Mais les neurones qui utiliseraient deux ou un plus grand nombre de médiateurs dans la transmission de l'influx nerveux n'ont pas encore été trouvés dans le monde animal (120). L'hypothèse de Burn et Rand (197) sur la sécrétion d'ACh comme précurseur pour l'émission de catécholamines par les terminaisons nerveuses a été revue et a reçu une nouvelle explication. Elle est basée maintenant sur les coordinations axo-axoniques, principalement de l'innervation cholinergique des cellules productrices de monoamines (102, 237). En dressant le bilan de ce sous-chapitre, on doit préciser qu'il existe, de toute évidence, dans le neuropile des Mollusques bivalves des axones avec 1) de petites vésicules transparentes, manifestement cholinergiques ; 2) de petites et grandes vésicules à cœur dense, monoaminergiques (dopaminergiques et sérotoninergiques) ; 3) des granules élémentaires peptidergiques.

6. VOIES DE TRANSMISSION DES INFLUX NERVEUX

Jusqu'à l'emploi du microscope électronique, personne n'a douté que tout influx nerveux était transmis au neurone ou à une cellule effectrice d'organe par le moyen exclusif d'appareils de liaison spécialisés, les synapses. La conception actuelle de la synapse a été remaniée et approfondie sous tous ses aspects dans la littérature de ces dernières années et l'on connaît bien maintenant les éléments ultrastructuraux qui la composent nécessairement (217, 480). Gray (282) a proposé de considérer les synapses comme l'instrument universel de transmission de l'influx nerveux dans le système nerveux de tous les Métazoaires, des Coelentérés à l'Homme. Cependant, chez quelques Invertébrés le neuropile, comme on l'a observé, ne possède pas de véritables synapses, et chez d'autres, on n'en a pas trouvé du tout malgré des recherches très poussées (219, 399, 460, 491). Comme l'ont fait remarquer avec beaucoup de justesse Boroviaguine et Sakharov (14), les critères ultrastructuraux qui définissent les synapses du système nerveux des Mammifères, ne se retrouvent pas souvent dans les neurones des Invertébrés. Les liaisons adrénnergiques, en particulier, sont atypiques et même chez les Vertébrés, elles n'ont pas tous les éléments de la synapse (359). La fibre adrénnergique est habituellement soit adjacente au neurone, formant des points de contact sans différenciations membranaires spécifiques, soit s'étend librement dans le neuropile. Des rapports identiques ont été décrits entre les axones du système nerveux végétatif et les éléments effecteurs des organes chez les Vertébrés (200). Des expériences physiologiques indiquent, toutefois, qu'en l'absence de modifications membranaires, il s'opère une relation fonctionnelle : un transport des substances actives de l'axone se fait vers la cellule musculaire, nerveuse ou sécrétrice. Il est d'usage de parler de relation non synaptique pour la transmission de l'influx nerveux à travers un système où les éléments pré- et postsynaptiques sont séparés par une fente dont la largeur atteint 1000 nm.

Le transfert de l'influx nerveux chez les Invertébrés, dont font partie les Mollusques bivalves, se fait selon deux modalités : une voie chimique avec utilisation d'un médiateur spécifique et une voie électrotonique utilisant les différenciations membranaires de la synapse et des liaisons intercellulaires de type desmosomial, en l'absence de vésicules synaptiques, comme le veut la règle.

Synapse chimique

Conformément aux principes formulés par Gray (282) et développés par Elfin (245), une synapse typique comporte nécessairement des vésicules spéciales contenant le médiateur, accumulées dans la région présynaptique, une différenciation pré- et postsynaptique des membranes et une fente clairement déterminée entre les régions pré- et postsynaptiques de la synapse. On a pu montrer de manière tout à fait probante, au cours des dernières années, l'existence de tous ces éléments dans les synapses chimiques des Mollusques bivalves, marins et d'eau douce (240).

L'élément présynaptique se différencie d'une manière très complexe. La membrane se fissure et s'épaissit aux endroits correspondant aux sites actifs de la synapse. Elle forme du côté interne des saillies pyramidales, auxquelles s'attachent les cytonets (283). Les vésicules synaptiques se déplacent le long de la fente entre les cytonets et le long des canaux entre les saillies pyramidales (231). Ces dernières, en consolidant les zones actives de la synapse, remplissent une fonction mécanique et contribuent de la sorte à la sécrétion du médiateur (231, 442). Les vésicules synaptiques qui prennent part à la transmission de l'influx nerveux, se fixent généralement solidement dans les zones actives de la synapse (453). Le médiateur est secrété en quanta multimoléculaires, processus bien connu pour les synapses cholinergiques (316). On pense qu'à l'intérieur de l'élément présynaptique il y aurait pour la sécrétion du médiateur, un système de cloisons formant finalement des canalicules et n'occupant qu'une faible partie de la superficie de la zone active (544). On a calculé qu'il fallait près de 30 canalicules pour la sortie des ions Na^+ / μm^2 de l'élément présynaptique (499). Selon un avis différent (112), le médiateur ne sortirait pas des vésicules, mais de l'axoplasme de l'élément présynaptique par diffusion. Birks (181) soutient le point de vue de vésicules servant à stocker le médiateur pendant une période de repos, le transmetteur actif se trouvant sous une forme libre dans l'axoplasme. Pour Cobb et Pentraith (217), la présence d'un médiateur libre contredit le point de vue largement répandu du rôle important joué par les vésicules dans la sécrétion quantique du médiateur et jette le doute sur l'emploi des vésicules comme marqueurs principaux pour l'analyse des synapses. D'autres théories de la transmission de l'influx nerveux attribuent un rôle important à l'exocytose des vésicules entières ou de leur seul contenu (289). En plus des vésicules, on observe aussi dans l'élément présynaptique une ou plusieurs mitochondries et un nombre restreint d'inclusions agranulaires du réticulum endoplasmique.

L'élément postsynaptique, chez les Mollusques bivalves comme chez les Vertébrés, a parfois l'aspect d'un petit crampon avec une modification de la membrane post-synaptique. En général, son épaissement ne se traduit pas de la même manière que pour la membrane présynaptique (240). Rosenbluth a décrit chez de nombreux Invertébrés des modifications de la membrane postsynaptique sous forme d'hexagones qu'il considère comme des sites récepteurs (461, 462, 463). En outre, ces hexagones joignent solidement les éléments pré- et postsynaptiques dans des synaptosomes. Les spécialisations desmosomiales du feuillet externe de la membrane élémentaire postsynaptique servent à cela (215, 332). On ne retrouve pas toujours dans le cytoplasme de la composante postsynaptique les éléments du réticulum endoplasmique : mitochondries, vésicules de pinocytose et rarement des cytosomes. Certains auteurs classent les vastes citernes qui s'étendent près de la membrane élémentaire, sur toute la longueur du contact, parmi les différenciations spécifiques du cytoplasme

postsynaptique (240).

Les éléments pré- et postsynaptiques sont séparés par un espace dont la largeur est très variable dans le système nerveux des animaux. Pour une synapse interneuronique caractéristique du système nerveux des Vertébrés, la largeur de la fente varie de 12 à 30 nm. Dans la région périphérique, elle peut croître jusqu'à 60 nm et dans la zone des liaisons entre les nerfs végétatifs et les muscles viscéraux, jusqu'à 1000 nm (200). De larges fentes synaptiques ont aussi été décrites dans le système nerveux des Echinodermes (449), variant de plusieurs centaines de nm. Chez les Bivalves marins et dulçaquicoles, la taille normale de la fente synaptique ne dépasse pas 18-20 nm. Elle est remplie d'un matériel finement granuleux et parfois séparée en deux par une ligne dense (240). On pense que les substances qui remplissent la fente sont analogues à celles du milieu intercellulaire, c'est à dire des mucopolysaccharides, des glycolipides, qui participent au maintien de l'excitabilité du neurone (104). La largeur de la fente a une grande importance pour le transfert de l'influx nerveux, c'est à dire que cette condition détermine la concentration initiale et la quantité totale du médiateur nécessaire à l'excitation des récepteurs postsynaptiques (168).

Dans l'état actuel des connaissances sur les liaisons interneuroniques et neurotissulaires, Cobb et Pentraith (217) estiment comme très rare l'apparition de synapses véritables chez les Invertébrés. A leur avis, il ne faut pas considérer les spécialisations membranaires de toutes sortes comme des structures qui doivent obligatoirement participer à la transmission, puisqu'elles sont en tous points semblables aux desmosomes et aux jonctions denses d'autres tissus peu excitables et puisque ces différenciations membranaires de la synapse ont probablement des fonctions mécaniques. On doit considérer que le signe le plus certain d'une relation fonctionnelle entre les neurones est, chez les Invertébrés, la présence de vésicules synaptiques et le rapprochement des axones, l'un vers l'autre, jusqu'à une distance de 15 nm (314).

Types de synapse

D'après la classification en fonction de laquelle les caractères des vésicules synaptiques ont été établis, on distingue dans les ganglions des Bivalves : 1) des synapses avec une population de vésicules de même type ; 2) des synapses avec une population hétérogène de vésicules (240). Bien que la séparation de ces deux catégories de synapses ait un caractère formel, on doit provisoirement l'utiliser en l'absence de critères exhaustifs sur la nature et la fonction chimique de ces vésicules (Fig. 19, A, B, C, D).

On trouve dans la variété la plus courante de synapses à population hétérogène de vésicules synaptiques dans l'élément présynaptique : 1) des petites vésicules agranulaires ; 2) des petites et grandes vésicules à coeur dense central ou excentré. Toutes réagissent à la réserpine, à la 6-hydroxydopamine, à la 5, 6 dihydroxytryptamine et incorporent la dopamine et la sérotonine tritiées (239, 417).

Dans une autre variété de synapse hétérogène, on a, dans la partie présynaptique, des granules élémentaires de sécrétion peptidergique, associés à des vésicules granulaires ou à de petites vésicules agranulaires. Dans toute une série d'exemples, on peut observer des

liaisons directes de la membrane du granule avec la membrane de l'élément postsynaptique et l'excrétion du matériel dans la fente synaptique. De toute évidence, chez les Mollusques, y compris le pecten de Yesso et la moule de Gray, les granules de neurosécrétion peptidergique remplissent non seulement une fonction hormonale, mais aussi une fonction médiatrice (92, 120).

Le type de synapse, caractérisé par une population homogène de vésicules, est fort rare. Trois cas peuvent se présenter.

Dans le premier, de grandes vésicules transparentes, agranulaires, sont groupées tout près de la membrane, dans l'élément présynaptique. Leur contenu ne soulève aucune discussion entre les auteurs. On estime qu'elles renferment de l'ACh dans les neurones d'Invertébrés (217, 253). Dans une autre variété, on observe des vésicules avec un granule ponctiforme, dense et central. La troisième variété de vésicules présynaptiques est constituée de grosses vésicules à cœur dense. On pense que les petites vésicules granulaires contiennent des catécholamines et principalement de la dopamine, et les grandes à noyau dense, de la sérotonine.

En attirant l'attention sur la nature du médiateur, on doit se rappeler l'existence de trois types de transmission chez les Bivalves: a) cholinergique; b) monoaminergique; c) peptidergique. L'existence des deux premiers types ne fait aucun doute. La solution du problème de la transmission peptidergique de l'influx nerveux nécessite encore des recherches morphologiques et physiologiques.

Complexité des structures synaptiques

Les synapses élémentaires peuvent en s'associant former des ensembles synaptiques complexes. L'analyse des relations internes dans ces derniers, l'identification d'éléments particuliers, le rapport avec un type fonctionnel déterminé, constituent l'une des tâches les plus difficiles de l'étude du système nerveux des Bivalves. La masse d'axones contenant des vésicules, leur densité importante au sein du neuropile, permettent théoriquement, en l'absence de délimitations gliales, une propagation transversale illimitée de l'influx nerveux et une réponse généralisée à une quelconque excitation. Cependant, les ganglions des Mollusques bivalves offrent une différenciation fonctionnelle en rapport avec la relative indépendance des ganglionnaires. La présence d'ensembles synaptiques suppose un niveau élevé dans la division et l'intégration des fonctions du système nerveux des Mollusques. Il existe à travers les formations synaptiques complexes une convergence et une divergence des influx nerveux, une excitation et une inhibition postsynaptiques. Si l'on connaît bien la base morphologique de ces processus dans le cerveau des Mammifères, on la connaît encore mal dans le système nerveux ganglionnaire des Mollusques bivalves. D'ailleurs, des données récentes ont montré que les ensembles synaptiques ne sont pas absents des ganglions d'Anodonta cygnea, Macra stultorum, Glycimeris pilosa, Solen vagina, Venerupis decussata (241). Le système nerveux de la moule et du pecten en possèdent aussi.

Convergence synaptique : plusieurs profils présynaptiques, avec une population de vésicules synaptiques identiques ou non (d'après leur aspect externe) s'appliquent sur un côté ou de part et d'autre d'un axone postsynaptique renfermant des microtubules, neurofilaments, et

mitochondries isolées (Fig. 20).

Divergence synaptique : un élément présynaptique avec une population homogène ou hétérogène de vésicules synaptiques entre simultanément en relation avec deux, trois axones (Fig. 21).

Modifications synaptiques : trois axones ou plus forment un ensemble dans lequel un ou plusieurs boutons présynaptiques apparaissent en même temps comme des éléments postsynaptiques. On rencontre assez souvent dans les ganglions des Mollusques des synapses élémentaires caractéristiques, dans lesquels il est difficile de différencier les éléments pré- et postsynaptiques, les axones en contact contenant tous les deux des vésicules et ayant une différenciation identique de leurs membranes élémentaires. On peut observer tous les types de complication synaptique dans les ganglions du pecten et de la moule, dans un territoire limité, qui ne contient parfois, au total, que de 6 à 10 profils axoniques.

Disposition des synapses sur un neurone postsynaptique

En raison de la présence dominante de neurones unipolaires dans les ganglions des Bivalves, il semblerait que toutes les synapses doivent se concentrer sur le segment réceptif de l'axone. Or, un très grand nombre de faits indique que les ganglions de ces animaux renferment des neurones d'un autre type. Les cellules multipolaires observées chez le pecten présentent un intérêt particulier. Elles sont situées dans des ganglionnières et assurent les liaisons à l'intérieur de leurs limites. On a aussi décrit dans quelques organes, comme la gonade du pecten (21) de véritables cellules sensorielles à l'origine, dont les trajets nerveux ainsi que l'endroit où aboutissent leurs processus dans le système nerveux central demeurent inconnus. Ces faits permettent de prévoir une localisation variée des synapses sur un neurone et, du moins, ne les restreint pas au seul segment récepteur du neurone.

Zs-Nagy (555, 560) a décrit chez *Anodonta cygnea* des synapses avec une localisation somatique (axo-somatique, soma-somatique), dendritique (axo-dendritique) et axonique (axo-axonique). Si les liaisons soma-somatiques sont toujours construites sur le type de la synapse électrotonique, la transmission de l'influx nerveux utilise principalement un transmetteur chimique dans les contacts axo-axoniques prépondérants. Selon Cobb et Pentraith (217) il n'y a pas le moindre fait qui puisse permettre de considérer la liaison soma-somatique comme une synapse : construite sur le type des desmosomes, ces liaisons remplissent probablement une fonction mécanique en fixant le corps des neurones dans une certaine position, en un point exactement déterminé de l'écorce du ganglion. Nous supposons que l'hypothèse de Cobb sur l'interprétation mécanique des contacts soma-somatiques est aujourd'hui admise, bien qu'il ne faille pas exclure le transfert de signaux entre deux cellules contiguës et hautement excitables.

La localisation axonique (axo-axonique) et somatique (axo-somatique) des synapses a été établie de manière certaine dans le neuropile et l'écorce des ganglions du pecten de Yesso et de la moule de Gray (16, 91, 92). Au microscope photonique, on aperçoit deux types de synapses sur le péricaryon des plus grands neurones. Notons que chez les Mammifères on en différencie au moins six sortes (104).

Le type de synapse le plus fréquent a une partie présynaptique renflée en massue, d'un diamètre de 10-15 μm très comparable aux terminaisons des neurones du noyau de Clark de la moëlle épinière des Mammifères. On sait par la littérature que les boutons terminaux de ce type de jonction se trouvent sur le cône axonique ou sur la partie somatique du neurone qui en est proche (Fig. 22). Une deuxième liaison axo-somatique plus rare est tout à fait comparable à la synapse dite "en corbeille" du système nerveux des Vertébrés. Un plexus, rappelant une coupe allongée peu profonde se forme sur l'un des côtés de la cellule (Fig. 23).

Ces deux types de synapses axo-somatiques n'ont été observés que très rarement sur les neurones du pecten et de la moule, en raison, soit de leur fréquence limitée, soit de leur faible affinité pour les méthodes actuelles d'imprégnation. Puisque les contacts axo-somatiques apparaissent en microscopie électronique, comme des phénomènes isolés (Fig. 24), l'hypothèse de leur répartition restreinte correspond bien à la présence réelle de ces liaisons interneuroniques. Il faut ajouter aussi que ces contacts axo-somatiques ne sont pas plus fréquents chez d'autres Mollusques que chez le pecten et la moule (74, 143, 562).

En conclusion, on doit retenir que l'organisation synaptique des ganglions nerveux est, chez les Bivalves, variée et complexe, mais pour le moment totalement énigmatique. La question concernant l'adaptation de l'organisation morphologique de la synapse au transfert de l'influx nerveux par le biais d'un médiateur chimique nécessitera des études complémentaires : il faudra nécessairement déterminer jusqu'à quel point la structure des vésicules synaptiques est spécifique pour leur contenu et si des vésicules d'aspect externe identique ou différent renferment des amines biogènes chimiquement différentes.

7. TISSU GLIAL

Le tissu glial apparaît moins important chez les Bivalves que chez les Vertébrés, tant par sa quantité que par ses aspects. Aucune classification satisfaisante des cellules gliales n'existe pour les Mollusques. Aussi a-t-on classé leurs variétés selon l'un ou l'autre des paramètres suivants : forme, taille ou position dans le ganglion. L'absence de critères adoptés par tous laisse au chercheur la liberté du choix des paramètres, ce qui a pour résultat que des cellules gliales de même type se retrouvent, chez les Mollusques, classées différemment.

Ainsi Zs-Nagy (560) différencie des gliocytes corticaux et médullaires en se basant sur leur situation dans les ganglions de l'anodonte. Chez le même Mollusque, ses compatriotes (161) classent les cellules gliales d'après leur forme, en cellules fusiformes et en cellules à prolongements, indépendamment de leur position. On a défini dans le ganglion viscéral d'Elliptio complanatus (330), d'après leur taille, des petits gliocytes, essentiellement dans le cortex, et de grands éléments dans le neuropile. Deux types de gliocytes ont été identifiés pour des raisons encore plus arbitraires chez le pecten de Yeso et la moule de Gray, suivant leur répartition par groupes ou cellules isolées (16).

La taille des gliocytes n'excède pas 15 - 20 μm . Le noyau, ovale ou réniforme, est riche en grosses inclusions de chromatine, partiellement

fixées à l'enveloppe nucléaire (Fig. 25). Une bande de cytoplasme dense ou transparente aux électrons, de largeur uniforme, s'étend autour du noyau. Des prolongements cellulaires en partent : ils sont fins et nombreux pour certaines cellules et se réduisent insensiblement en s'insinuant entre les neurones. Pour d'autres cellules, les processus sont presque invisibles, mais il y a dans le cytoplasme de fines et profondes échancrures dans lesquelles sont logés des profils d'axones. Dans le neuropile, des prolongements de cellules gliales entourent les axones, mais ne forment jamais d'enveloppes complètes.

Le cytoplasme du gliocyte contient un réticulum endoplasmique bien développé avec des membranes lisses et granulaires, un appareil de Golgi, de nombreuses mitochondries à matrice claire ou dense. Il réagit positivement pour les principales oxydoréductases, les carbohydrases, les estérases non spécifiques, l'acétylcholine-estérase et la butyrylcholine-estérase (272, 331).

En étudiant les nombreuses jonctions entre les prolongements cellulaires, on s'aperçoit que les gliocytes forment un réseau, qui, par sa fonction de soutien, détermine la position exacte de chaque neurone dans le ganglion. Le rôle de séparation joué par le tissu glial s'exprime clairement chez les Vertébrés alors que chez les Mollusques, il semble, au premier coup d'oeil, insuffisant, les axones séparés étant privés de myéline et de gaine de Schwann (60, 363). Tous les prolongements gliaux forment des capsules lamellaires autour d'une partie des cellules nerveuses, chez l'anodonte (555), le pecten et la moule (16). L'isolation des axones va plus loin chez certaines espèces et la fonction des gliocytes atteint le niveau de fonction des oligodendrocytes des Vertébrés. On a décrit dans le ganglion viscéral de Scrobicularia plana des axones myélinisés, revêtus de 30 à 40 membranes plasmiques (441). Cependant chez un nombre considérable de Bivalves, le tégument glial demeure incomplet, par exemple autour des faisceaux d'axones. Les gaines formées par les prolongements des cellules gliales sont entièrement fermées sous l'enveloppe du ganglion. Les gliocytes de l'espace subcapsulaire sont pourvus de cils dont la vibration contribue à la circulation du liquide intercellulaire (330).

En l'absence d'un système spécial de circulation dans la couche corticale et le neuropile ganglionnaires, les cellules gliales remplissent un rôle trophique essentiel, se trouvant à la frontière de l'hémolymphe et des neurones. Des inclusions variées ont été décrites dans leur cytoplasme : gouttelettes de lipides, granules de glycogène, corps protéiques multiglobulaires (330, 363, 441, 560). Ce matériel énergétique est excrété dans l'espace intercellulaire (exocytose) et utilisé par les cellules nerveuses. D'étroites relations métaboliques ont été ainsi montrées entre les cellules gliales et nerveuses. La synthèse et le renouvellement d'ARN sont renforcés dans les cellules gliales et les neurones sous l'effet d'une excitation électrique, comme cela été rapporté par Bezroutho et al (6,7). Des expériences d'autoradiographie réalisées par Diakonova (43), Bocharova et al (182), Veprintsev (23) ont prouvé que le taux d'ARN dans les neurones dépendait de sa synthèse dans les cellules gliales.

Une fonction possible des gliocytes reste discutée : c'est leur fonction sécrétrice. Chez Unio crassus, Anodonta cygnea et Crenomytilus grayanus, on a décrit des inclusions sécrétrices typiques dans le cytoplasme des cellules gliales, c'est à dire des granules élémentaires peptidergiques et même des vésicules synaptiques à cœur

dense (16, 60, 355). Il est fort possible que le matériel caractérisé et les vésicules synaptiques ne soient pas produits dans les cellules gliales mais proviennent soit des neurones, soit du milieu intercellulaire. Des expériences faites sur Mactra stultorum avec injection de ^3H -dopamine, ^3H -sérotonine (240) ou sur Anodonta cygnea avec injection simultanée de sérotonine et d'iproniazide bloquant la monoamine-oxydase (555) ont établi que les cellules gliales accumulaient activement les amines biogènes. On a conclu, sur ces faits, que le tissu glial chez les Bivalves participait à l'inactivation des catécholamines et de la sérotonine.

En résumé, le tissu glial du système nerveux central des Bivalves, en dépit de son uniformité morphologique, possède les mêmes fonctions que le tissu glial des Vertébrés, de composition pourtant bien plus variée. Mais, étant donné la connaissance médiocre que nous avons des fonctions des gliocytes, il faudra étudier le rôle qu'ils jouent dans l'approvisionnement des neurones chez les Bivalves au moyen de recherches appropriées.

8. STRUCTURE DES CONNECTIFS ET DES COMMISSURES. JONCTIONS INTERGANGLIONNAIRES.

La structure histologique des commissures et des connectifs est identique par ses nombreux aspects communs chez les Bivalves d'eau douce, Anodonta cygnea, Unio crassus (60, 295, 363, 470) et chez les marins, Venerupis japonicus, Mactra sulcataria, Crassostrea gigas, Crenomytilus grayanus (16, 114).

A l'extérieur, les voies de transmission sont recouvertes d'une enveloppe conjonctive avec quelques fibroblastes. Les fibres collagènes sont orientées dans deux directions : circulaire et longitudinale. La couche d'axones est séparée du tissu conjonctif par des cellules gliales qui ne diffèrent pas de celles des ganglions. Les axones des connectifs et des commissures sont réunis en faisceaux, avec une enveloppe gliale incomplète. On distingue trois types d'axones : 1) des fins, d'un diamètre de 0,1 à 0,2 μm , peu excitable, avec une très faible vitesse de transmission de l'influx nerveux, de l'ordre de 5 à 40 cm/sec. ; 2) des axones plus gros, avec une section transversale de 3 - 4 μm ; très excitable, avec un grand potentiel d'action et une vitesse élevée de transmission de l'influx nerveux, autour de 1 m/sec. ; 3) des axones de 1 à 2 μm d'épaisseur, avec des propriétés électrophysiologiques intermédiaires (60). On a avancé l'hypothèse d'une importance fonctionnelle particulière à chaque type d'axone (363). Les axones, sans enveloppe, sont contigus et distants les uns des autres de 15 nm. L'organisation submicroscopique des connectifs explique d'une certaine manière leurs propriétés physiologiques : potentiel d'action à plusieurs composantes, excitation successive des fibres de sensibilité différente, propagation amortie de la vague d'excitation, faible vitesse de cette propagation, seuil élevé d'excitabilité, longueur de la période réfractaire et durée des potentiels d'action (46, 363).

On admet couramment que les ganglions viscéraux et pédieux des Bivalves n'ont aucun lien anatomique direct, leur interaction fonctionnelle s'opérant à travers les ganglions cérébropleuraux (196). Cependant, dans un travail ancien (493), on avait décrit des branches nerveuses issues du ganglion viscéral qui pénétraient dans le ganglion

pédieux. Cette observation a été infirmée par des recherches plus récentes. On s'efforce, néanmoins, actuellement de mettre en évidence des liens directs viscéropédieux. Tout à fait récemment, Sokolov (127) a essayé de montrer des connexions avec les ganglions cérébropleuraux éloignés d'Unio pictorum. Mais la méthode basée sur l'application de tampons imbibés de strychnine et de GABA sur les ganglions viscéraux n'est pas exempte de critiques. Les substances peuvent couler des tampons, exciter les récepteurs des tissus et induire des potentiels d'action dans le ganglion pédieux. Aussi la conclusion de l'auteur sur l'existence de connexions viscéropédieuses n'est-elle pas prouvée.

Cette question a une importance capitale, car la reconnaissance de liaisons directes viscéropédieuses changerait les modèles établis sur le transfert des impulsions dans le système nerveux central des Bivalves. Des neurobiologistes hongrois ont réalisé des expériences spécialement dans cette optique (471). Un animal classique, Anodonta cygnea, a été choisi et ses commissures et connectifs sectionnés. La réaction rétrograde des neurones ganglionnaires a été étudiée par la méthode de Nissl, les neurones endommagés étant identifiés grâce à la présence d'un anneau périnucléaire basophile. Les auteurs concluent à des liaisons directes, d'une part entre les ganglions cérébropleuraux et viscéraux par les connectifs cérébroviscéraux et d'autre part entre les ganglions cérébraux et pédieux par les connectifs cérébropédieux. Mais il n'y a pas de lien direct entre les ganglions viscéraux et pédieux, simplement un relai assuré par les ganglions cérébropleuraux. On a observé expérimentalement que le taux de sérotonine augmentait dans les ganglions cérébropleuraux de Mytilus edulis et d'Anodonta piscinalis et diminuait dans leurs ganglions viscéraux, après la section des connectifs cérébroviscéraux (223, 445). On en a déduit que les fibres sérotoninergiques allaient du ganglion cérébropleural au ganglion viscéral, leurs terminaisons aboutissant à des cellules dont les axones se réunissent pour former le nerf branchial (495).

Tableau 1 : Principaux nerfs des ganglions cérébropleuraux

Nerfs et connectifs	Espèces et auteurs	Organes innervés
Connectif cérébropédieux	<i>Macoma balthica</i> (364), <i>Sphaerium rivicola</i> <i>S. lacustre</i> , <i>Pisidium henslowanum</i> (545). <i>Mytilus galloprovincialis</i> , <i>Chama pellucida</i> (288). <i>Mytilus galloprovincialis</i> (376), <i>Chama</i> <i>pellucida</i> (288).	Quelques branches innervant les muscles rétracteurs. Fines branches de ces connectifs innervant la gonade Intestin
Connectif cérébroviscéral	<i>Dreissena polymorpha</i> (148), <i>Mytilus galloprovincialis</i> , <i>Modiolus barbata</i> (376)	Une branche latérale innervant le muscle rétracteur du pied. Fines branches innervant la gonade.
Nerf palléal antérieur	<i>Anodonta cellensis</i> (493), <i>Sphaerium lacustre</i> , <i>S. rivicola</i> , <i>Pisidium henslowanum</i> (545), <i>Dreissena polymorpha</i> (148), <i>Spisula solidissima</i> (423), <i>Macoma balthica</i> (364).	De 1 à 4 nerfs selon les espèces, innervant la région antérieure du manteau où ils se ramifient et entrent en contact avec le nerf palléal postérieur. Chez <i>Macoma balthica</i> , le nerf donne de fines branches dans le muscle adducteur antérieur.
Nerf du muscle adducteur antérieur.	<i>Anodonta cellensis</i> (493), <i>Leda sulculata</i> , <i>Tagelus dombey</i> (497), <i>Macra coquimbana</i> (251), <i>Sphaerium lacustre</i> , <i>S. rivicola</i> , <i>Pisidium</i> <i>henslowanum</i> (545).	Muscle adducteur antérieur.
Nerf palpebral	<i>Macoma balthica</i> (364), <i>Mytilus galloprovincialis</i> , <i>Modiolus barbata</i> (376), <i>Anodonta cellensis</i> (493), <i>Pecten tenuicostatus</i> (229).	Le nerf se divise très tôt pour donner une branche externe et une interne innervant les palpes externes et internes de la bouche.
Nerf oesophagien	<i>Macoma balthica</i> (364), <i>Lithophagus lithophagus</i> (376)	Oesophage. Fines ramifications du nerf chez <i>Macoma balthica</i> innervant les lobes buccaux externes.
Nerf du muscle rétracteur	<i>Dreissena polymorpha</i> (148), <i>Anodonta cellensis</i> (493)	Muscles rétracteurs du pied.
Nerf du statocyste	<i>Pecten tenuicostatus</i> (229), <i>Solemya togata</i> (497)	Statocystes.

Tableau 2 : Principaux nerfs des ganglions viscéraux.

Nerfs	Espèces et auteurs	Organes innervés
Nerf branchial	<i>Anodonta cygnea</i> (161), <i>Spisula solidissima</i> (423), <i>Dreissena polymorpha</i> (148), <i>Anodonta cellensis</i> (493), <i>Sphaerium rivicola</i> , <i>S. lacustre</i> , <i>Pisidium henslowanum</i> (545), <i>Pecten tenuicostatus</i> (229).	Branchies; nerf présent chez toutes les espèces étudiées.
Nerf palléal postérieur	<i>Anodonta cygnea</i> (161), <i>Spisula solidissima</i> (423), <i>Dreissena polymorpha</i> (148), <i>Anodonta cellensis</i> (493), <i>Sphaerium rivicola</i> , <i>S. lacustre</i> , <i>Pisidium henslowanum</i> (545), <i>Pecten tenuicostatus</i> (229).	Région postérieure du manteau ; nerf présent chez tous les Bivalves étudiés.
Nerf du muscle adducteur postérieur.	<i>Anodonta cellensis</i> (493), <i>Sphaerium rivicola</i> , <i>S. lacustre</i> , <i>Pisidium henslowanum</i> (545),	Muscle adducteur.
Nerf du muscle rétracteur du pied.	<i>Anodonta cellensis</i> (493), <i>Macoma balthica</i> (364).	Muscles rétracteurs postérieurs.
Nerfs du connectif cérébroviscéral.	<i>Macoma balthica</i> (364)	Reins et gonoductes

Tableau 3 : . Nerfs principaux des ganglions pédieux et du secteur du connectif cérébropédieux.

Nerfs	Espèces et auteurs	Organes innervés
Fines branches issues du connectif cérébropédieux	<i>Nucula nucleus</i> (448), <i>Mytilus galloprovincialis</i> (376).	Statocystes
Nerf pédieux superficiel	<i>Macoma balthica</i> (364), <i>Anodonta cygnea</i> (161).	Musculature du corps
Nerf pédieux 1	<i>Dreissena polymorpha</i> (148)	Partie antérieure du pied.
Nerf pédieux 2	<i>Pisidium henslowanum</i> (545)	Partie moyenne du pied.
Nerf pédieux 3	<i>Macoma balthica</i> (364), <i>Spisula solidissima</i> (423).	Partie postérieure du pied ; nerfs innervant le muscle rétracteur du pied.
Nerf du statocyste	<i>Aenigma aenigmatica</i> (187)	Statocystes.

TABLEAU 4 : Nombre de cellules nerveuses dans les ganglions de la moule de Gray et du pecten de Yeso.

Ganglions	Moule de Gray					
	Neurones dénombrés		Après correction de 20 %			
			sur la position excentrique du nucléole		sur la présence de 2 nucléoles	
Cérébropleuraux						
Droit	26 770	+ 1 853	24 093	+ 1 668	21 416	+ 1 483
Gauche	31 726	+ 577	28 554	+ 520	25 382	+ 463
Viscéraux						
Droit	41 553	+ 2 677	37 398	+ 2 410	33 238	+ 2 144
Gauche	49 346	+ 3 120	44 412	+ 2 808	39 478	+ 2 496
Pédieux						
Droit	38 783	+ 707	34 905	+ 637	31 027	+ 567
Gauche	40 496	+ 894	36 447	+ 805	32 398	+ 716
	Pecten de Yeso					
Ganglions	Neurones dénombrés		Après correction de 20 %			
			Sur la position excentrique du nucléole		sur la présence de 2 nucléoles	
	Cérébropleuraux					
Droit	40 486	+ 912	36 438	+ 821	32 390	+ 730
Gauche	47 700	+ 377	42 930	+ 340	38 160	+ 303
Viscéral impair	64 649	+ 2 081	58 186	+ 1 873	51 721	+ 1 665
Pédieux						
Droit	40 626	+ 683	36 564	+ 615	32 502	+ 547
Gauche	42 826	+ 1 449	38 554	+ 1 305	34 262	+ 1 161

Tableau 5 : Surface des neurones, de leur noyau et des nucléoles dans les ganglions du pecten de Yeso et de la moule de Gray en μm^2 ($M \pm m$) (M = moyenne, m = erreur à la moyenne).

Type de neurones	Pecten			Moule		
	viscéraux	cérébro- -pleuraux	pédieux	viscéraux	cérébro- -pleuraux	pédieux
Grands neurones						
corps cellulaire	6272 ± 207	2891 ± 132	4018 ± 184	1867 ± 71	1525 ± 54	2064 ± 38
noyau	225 ± 11	131 ± 7	148 ± 8	168 ± 8	81 ± 7	139 ± 8
nucléole	22 ± 1	12 ± 1	13 ± 0,5	7,2 ± 0,5	5,8 ± 0,1	9,4 ± 0,3
Neurones moyens						
corps cellulaire	2406 ± 108	2105 ± 127	2327 ± 113	874 ± 34	652 ± 13	761 ± 14
noyau	258 ± 11	145 ± 5	99 ± 5	116 ± 7	68 ± 5	77 ± 2
nucléole	17 ± 1	8,6 ± 0,3	8,0 ± 0,5	8,2 ± 0,5	3,6 ± 0,1	5,5 ± 0,2
Petits neurones						
corps cellulaire	395 ± 17	611 ± 29	679 ± 24	372 ± 11	332 ± 6	298 ± 12
noyau	81 ± 5	79 ± 4	76 ± 21	100 ± 8	54 ± 4	87 ± 4
nucléole	4,8 ± 0,3	5,6 ± 0,5	4,6 ± 0,2	7,7 ± 0,7	3,4 ± 0,2	5,6 ± 0,3

Tableau 6 : Teneur comparative en neurones de différentes tailles des ganglions du pecten de Yeso et de la moule de Gray (en %)

Ganglions	Pecten			Moule		
	Grands neurones	Neurones moyens	Petits neurones	Grands neurones	Neurones moyens	Petits neurones
Viscéraux	17,8 ± 1,6	22 ± 1,8	60,2 ± 2,0	10,2 ± 1,3	29,8 ± 1,6	60,0 ± 2,0
Cérébropleuraux	16,8 ± 1,6	23,2 ± 1,7	60 ± 2,1	13,3 ± 1,3	23,2 ± 1,3	63,5 ± 1,9
Pédieux	22,6 ± 1,8	21,0 ± 1,8	54,4 ± 2,2	13,0 ± 1,4	28,6 ± 2,0	58,4 ± 2,1

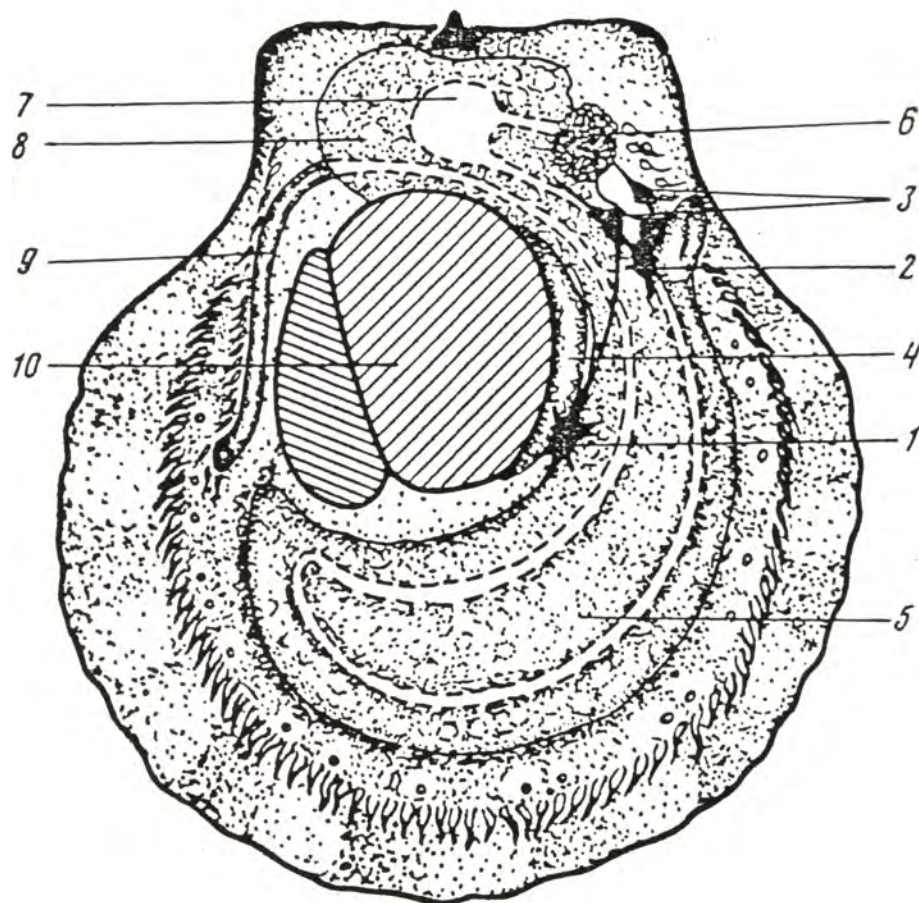


Figure 1 : Localisation des ganglions du système nerveux central et des organes internes chez le pecten de Yeso.

1 -Ganglion viscéral ; 2 - Ganglions pédieux ; 3 - Ganglions cérébropleuraux ; 4 - Rein ; 5 - Gonade ; 6 - Orifice buccal ; 7 - Estomac ; 8 - Glande digestive ; 9 - Intestin postérieur ; 10 - Muscle adducteur.

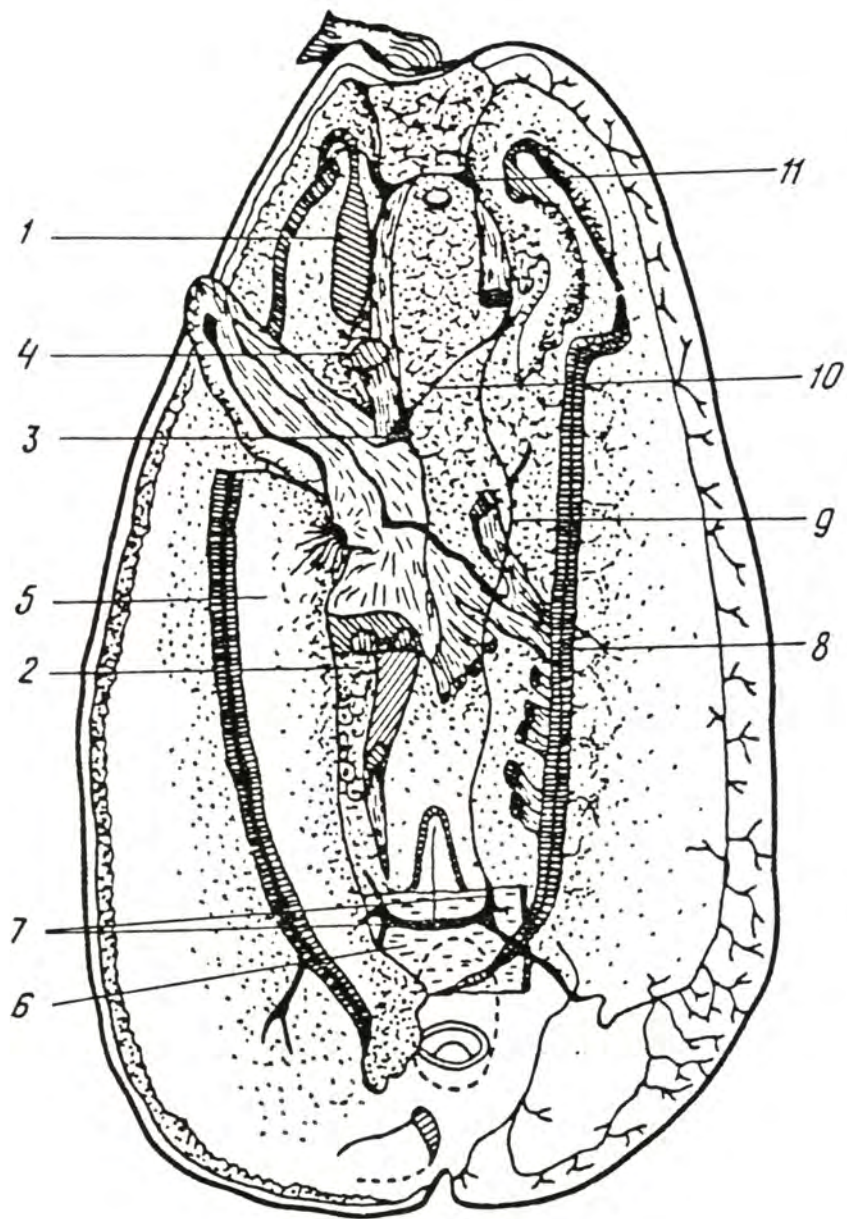


Figure 2 : Localisation des ganglions nerveux et des organes internes chez la moule de Gray.

1 - Trace des palpes buccaux droits (sectionnés) ; 2 - Rein ; 3 - Ganglions pédieux ; 4 - Muscles rétracteurs du pied ; 5 - Pli droit du manteau ; 6 - Muscle adducteur postérieur ; 7 - Ganglions viscéraux ; 8 - Pli gauche du manteau ; 9 - Connectif cérébroviscéral ; 10 - Connectif cérébropédieux ; 11 - Ganglions cérébropleuraux.



Fig. 3 : Coupe frontale du ganglion viscéral du pecten de Yesso
cc - couche corticale ; ne - neuropile ; ccp - début du connectif
cérébro-viscéral.
Imprégnation argentine d'après la méthode de Cajal (x80).

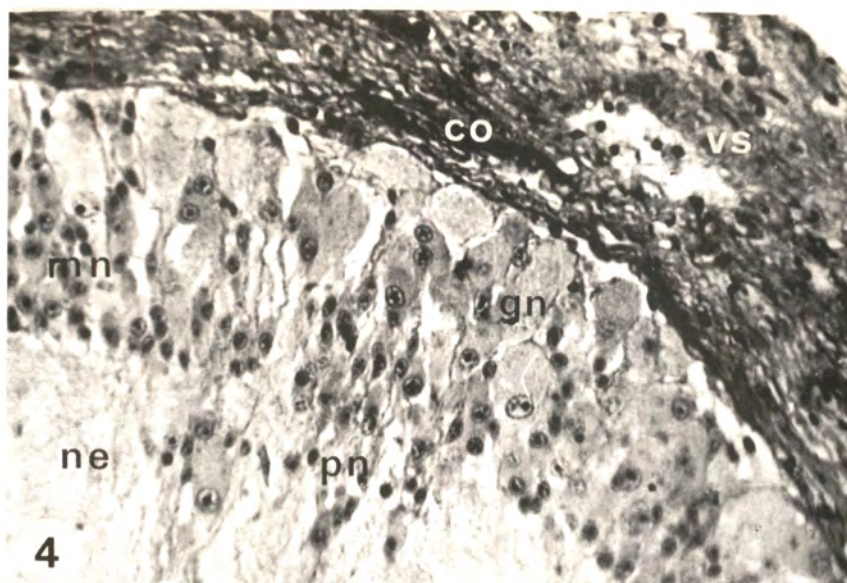


Fig. 4 : Vue partielle du ganglion cérébropleural du pecten de Yeso
 co - enveloppe conjonctive ; gn - grands neurones ; mn - neurones moyens ; ne - neuropile ; pn - petits neurones ; vs - vaisseau sanguin.
 Coloration à la fuchsine paraldéhyde avec contre-coloration à l'azan de Heidenhain (x400).

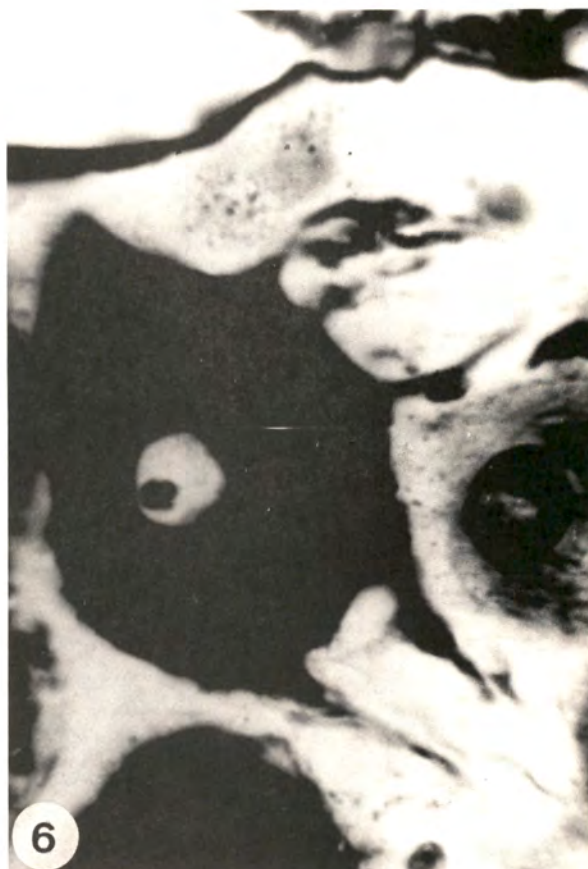
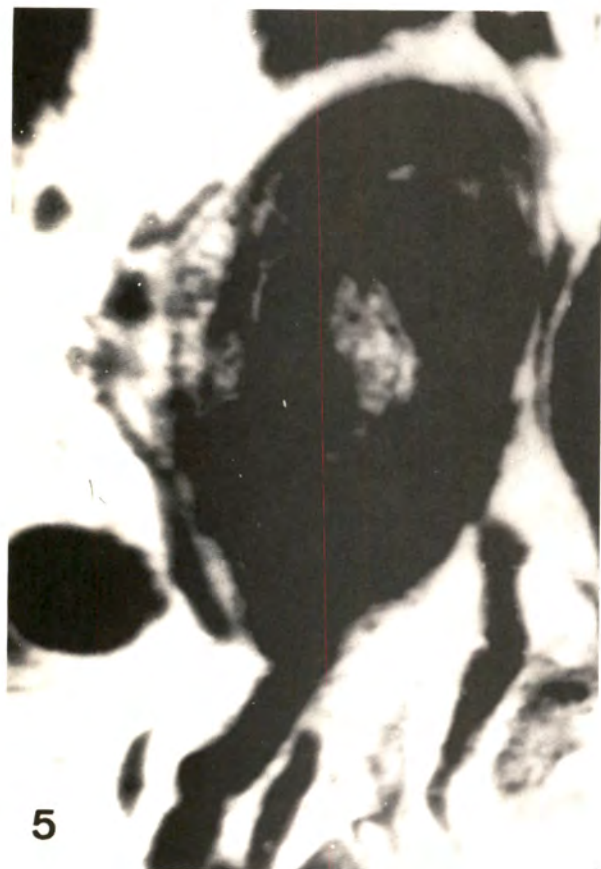


Fig. 5 : Neurone unipolaire du pecten de Yeso
 Fig. 6 : Neurone multipolaire du pecten de Yeso
 Imprégnation argentique, méthode de Cajal (x1800)

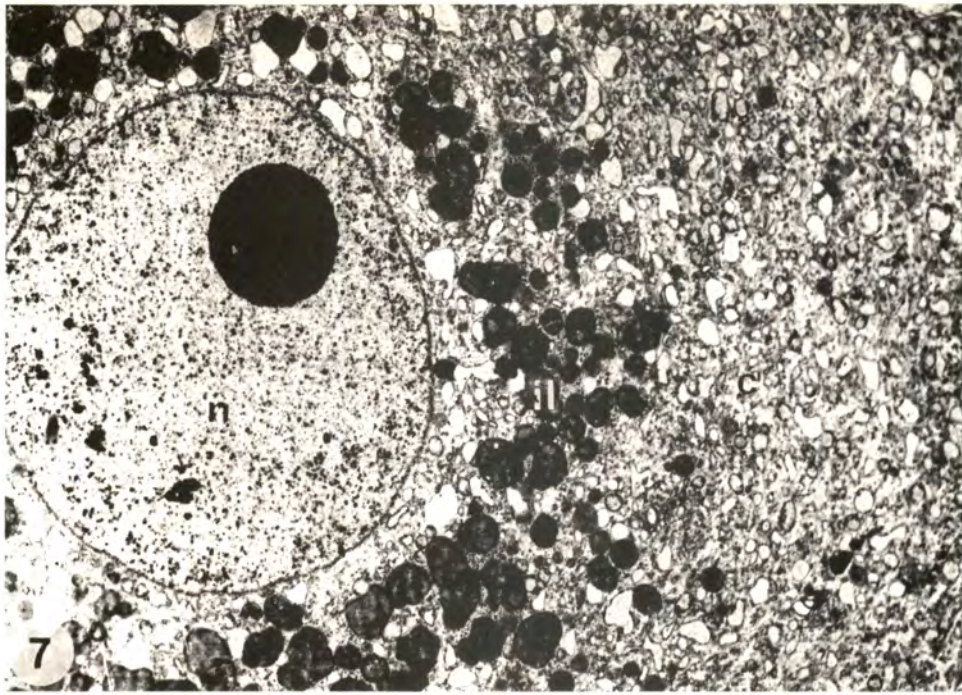


Fig. 7 : Cellule nerveuse du ganglion cérébropleural de la moule de Gray
 c - cytoplasme ; il - inclusions lipidiques ; n - noyau (x20 000)

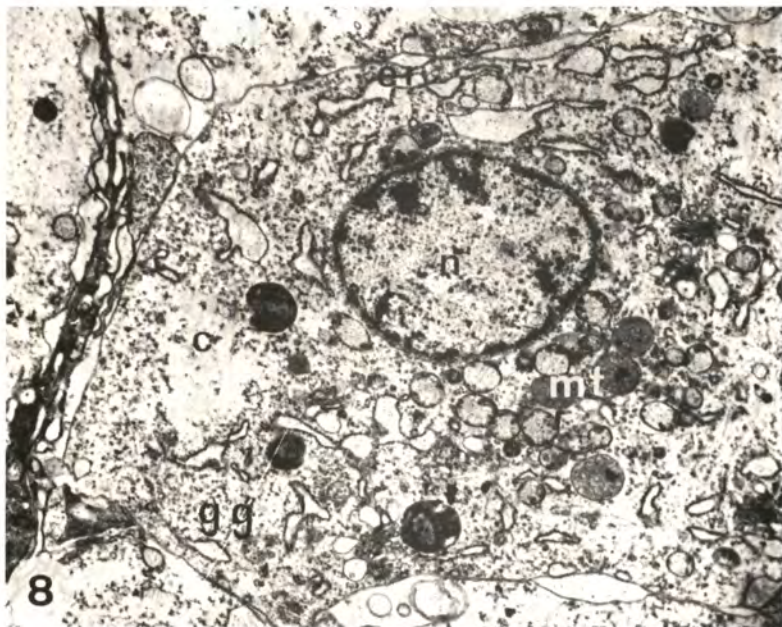


Fig. 8 : Cellule nerveuse du ganglion viscéral de pecten
 c - cytoplasme ; er - ergatoplasme ; gg - granules de glycogène ;
 mt - mitochondries ; n - noyau (x20 000).

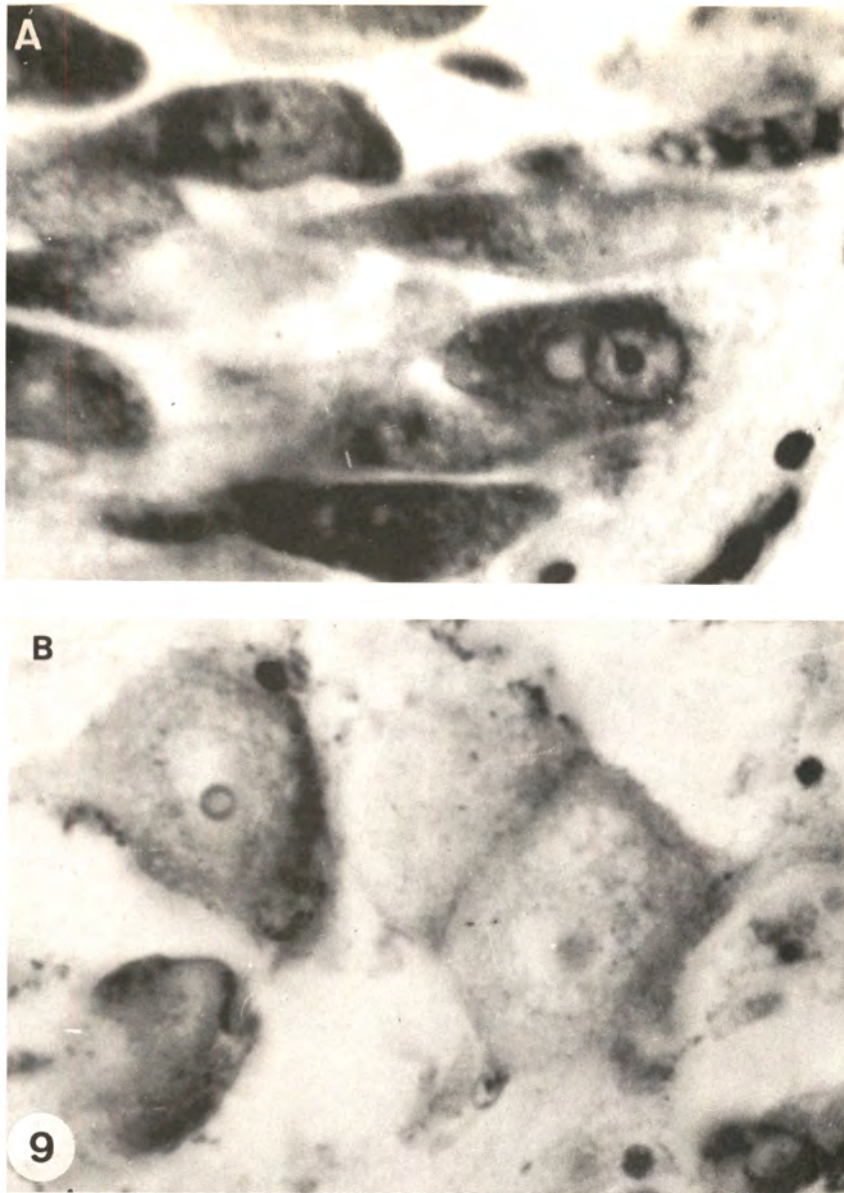


Fig. 9 : Répartition des corps de Nissl dans les neurones du ganglion cérébropleural de la moule de Gray (A) et du pecten de Yeso (B). Bleu de Toluidine (x 1200).

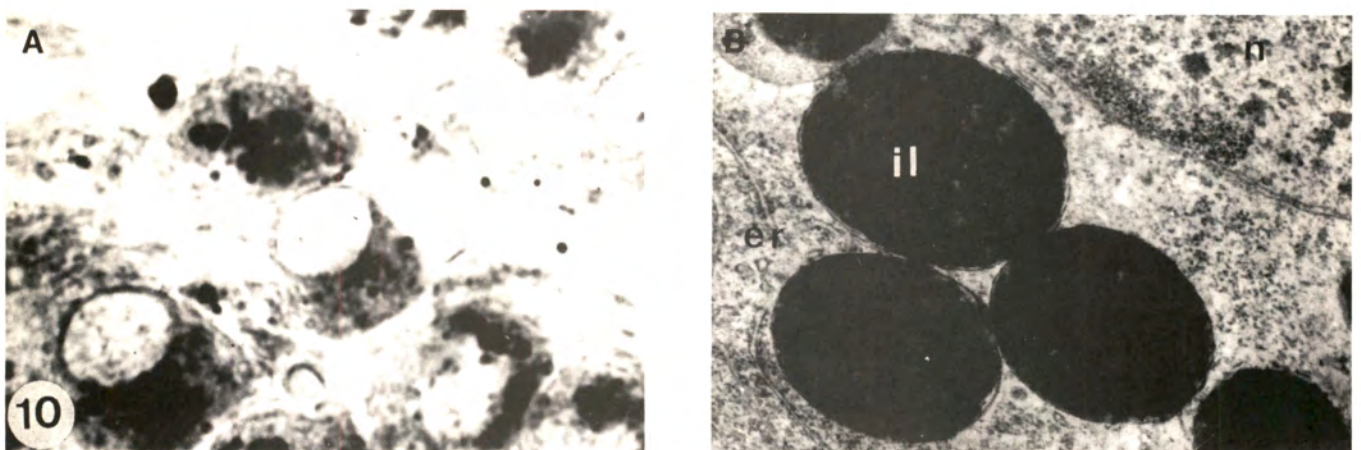


Fig. 10 : Inclusions lipidiques dans les neurones de la moule de Gray
 A - inclusions phospholipidiques (noir soudan x1000)
 B - vue partielle du neurone : er - canaux du réticulum endoplasmique ; il - inclusions lipidiques (x20 000).

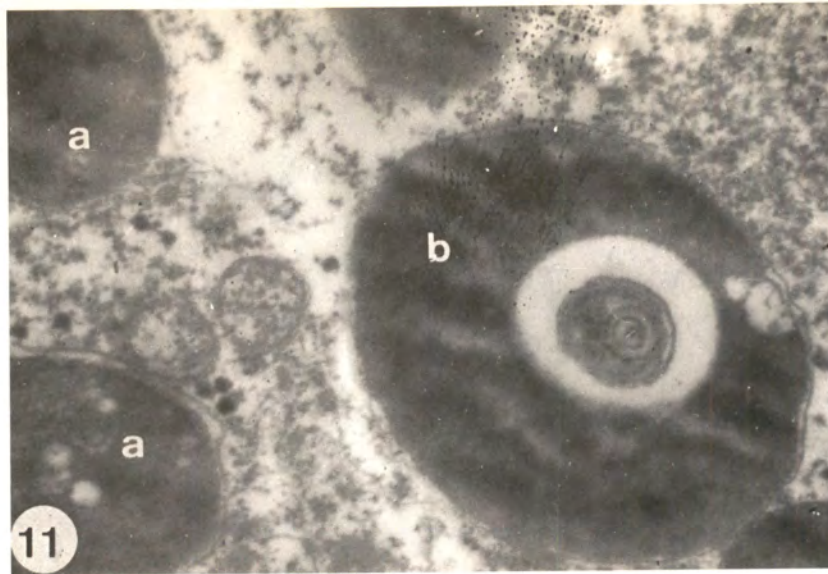


Fig. 11 : Cytosomes dans les neurones du ganglion cérébropleural de la moule de Gray.
a - cytosomes de type I ; b - cytosome de type II (x30 000).

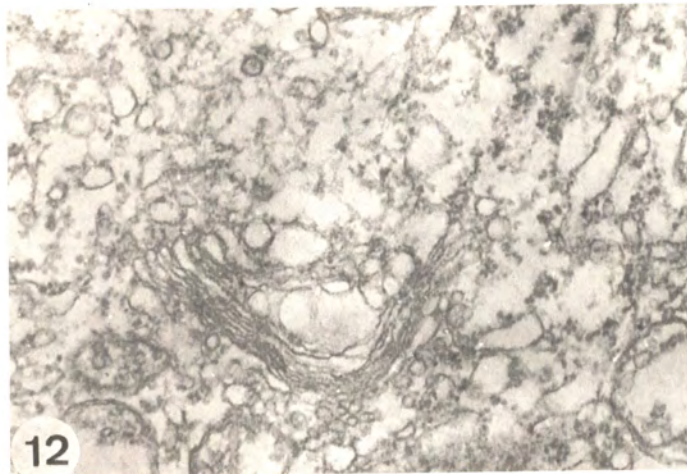


Fig. 12 : Appareil de Golgi et système vacuolaire dans un neurone du pecten de Yeso (x40 000).

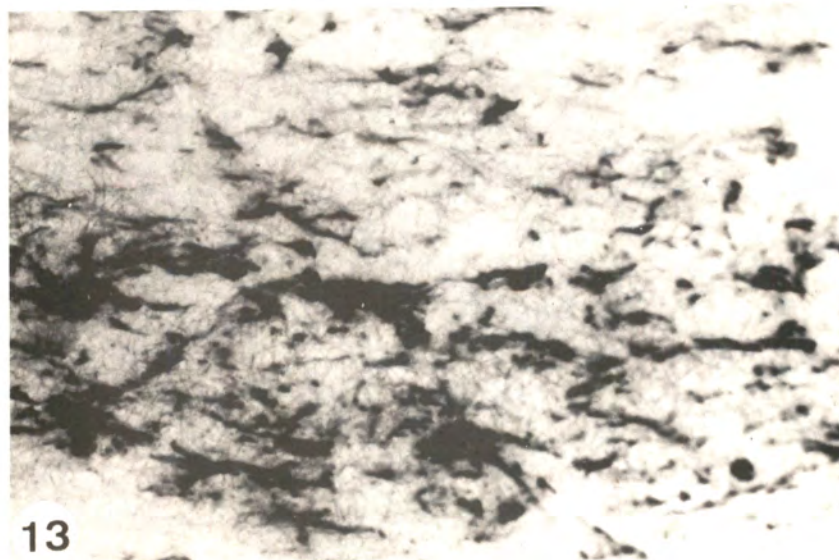


Fig. 13 : Activité ACh-e dans le neuropile d'un ganglion viscéral de pecten. Méthode de Koelle (x1200).

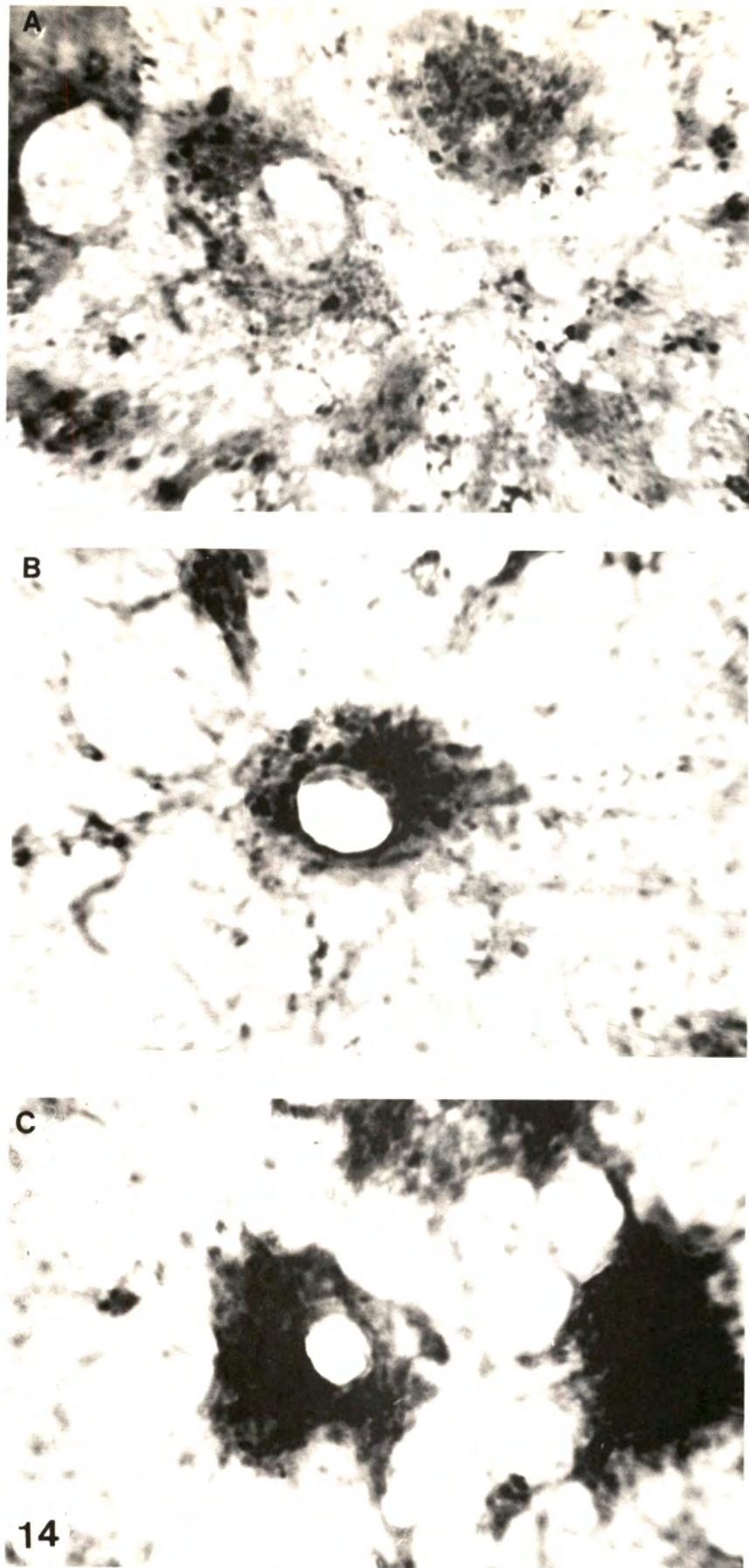


Fig. 14 : Activité ACh-t dans les neurones du ganglion viscéral du pecten de Yesso.
Neurones de faible activité (A), activité moyenne (B), forte activité (C).
Méthode de Barth (x1200).

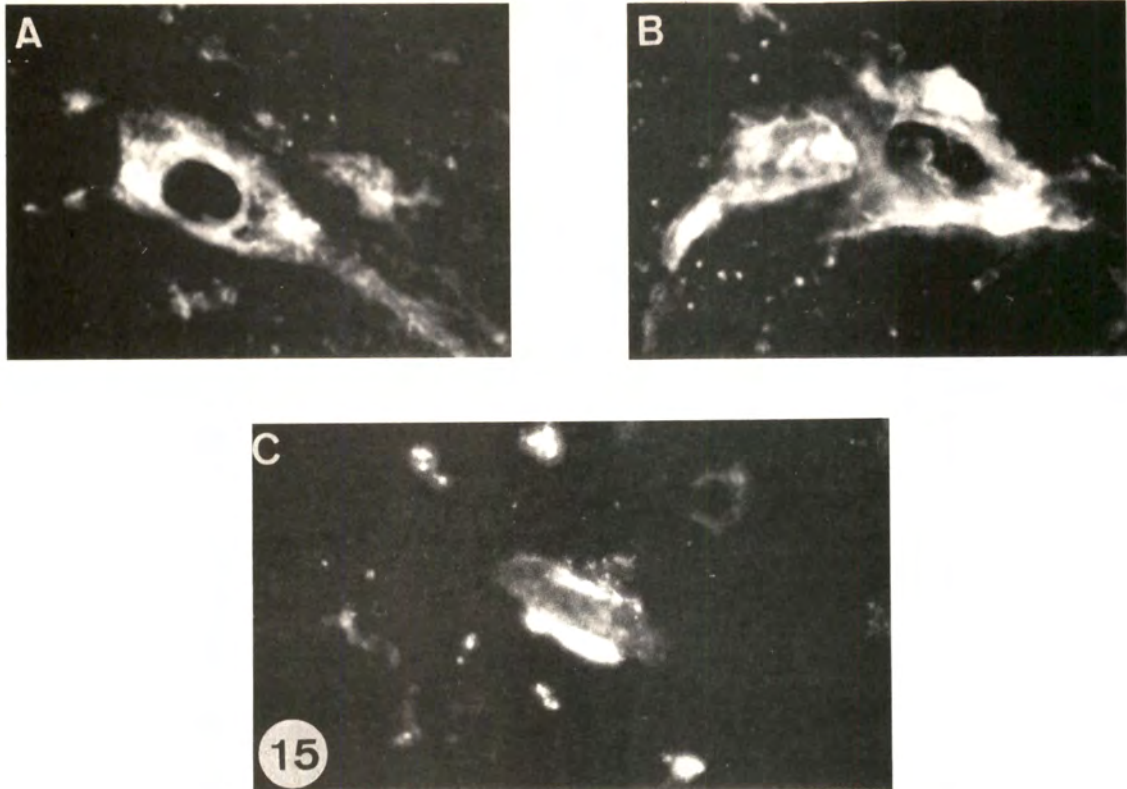


Fig. 15 : Amines biogènes dans les neurones et le neuropile du ganglion viscéral du pecten de Yeso.
 A - neurone unipolaire ; B - neurone multipolaire ; C - synapse avec une forte activité aminergique sur le processus d'un neurone unipolaire.
 Méthode de Falck (x1200)

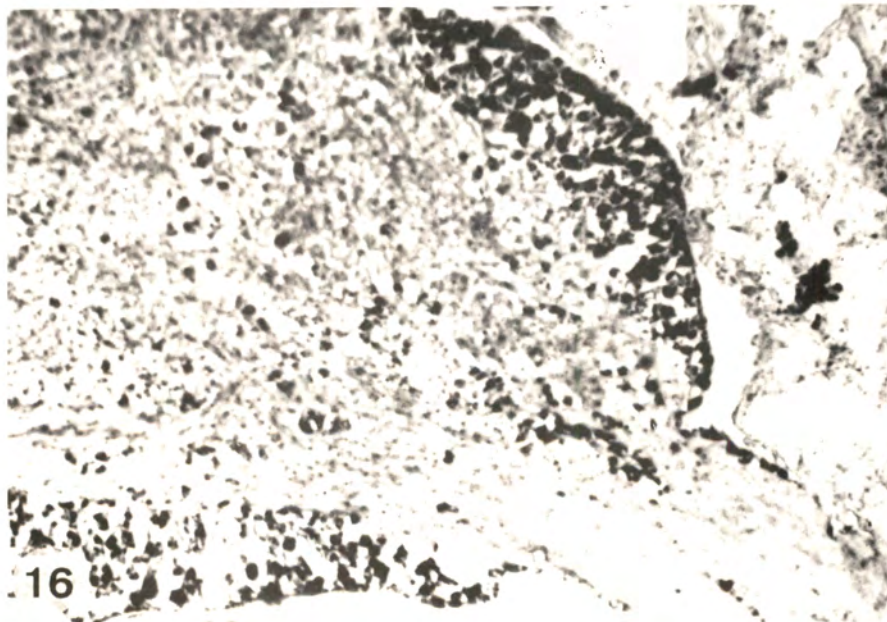


Fig. 16 : Activité MAO dans le ganglion pédieux de la moule de Gray.
 Méthode de Glenner (x100).

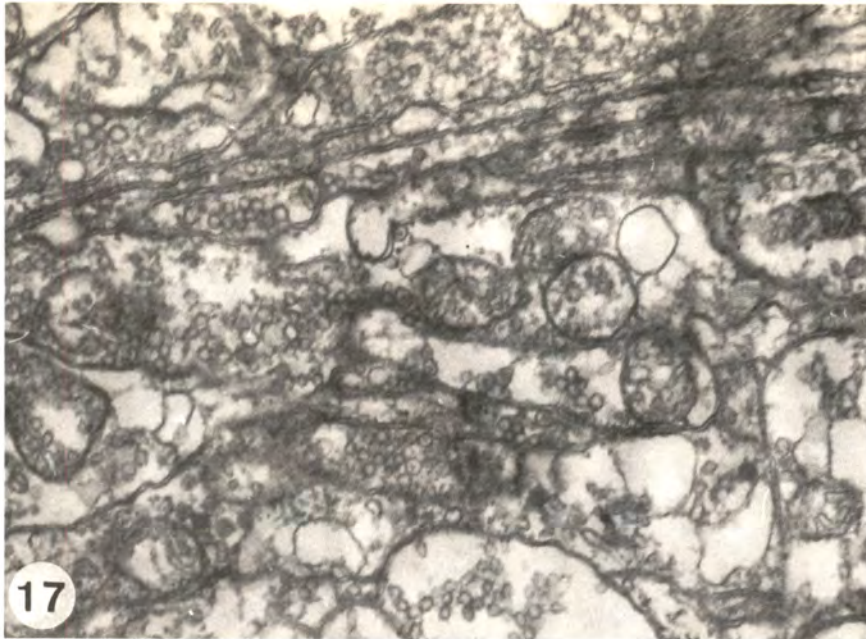


Fig. 17 : Vue partielle du neuropile du ganglion viscéral de pecten.
(on notera dans les axones coupés transversalement et longitudinalement, des vésicules synaptiques transparentes et des mitochondries (x 20 000).

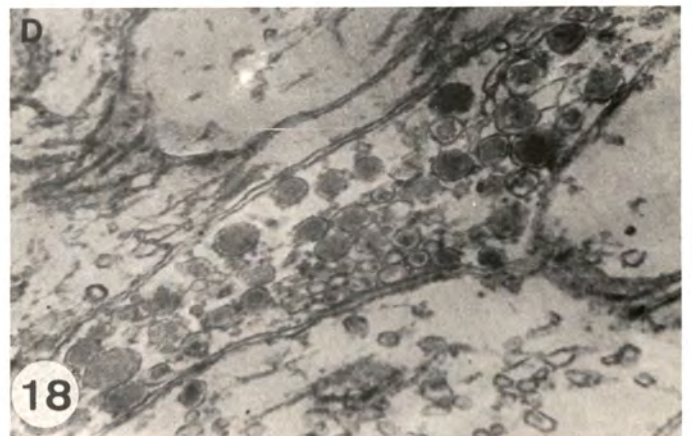
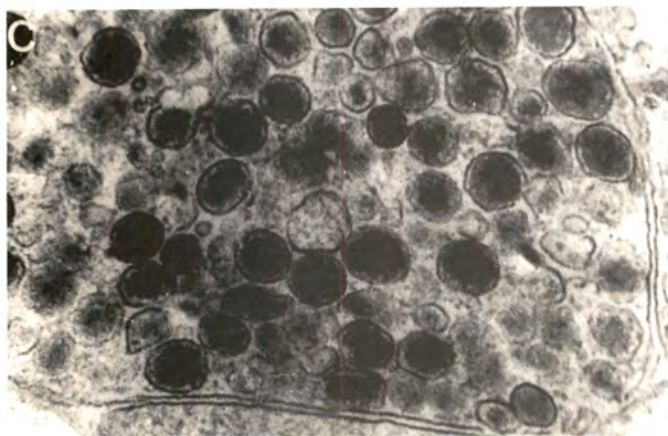
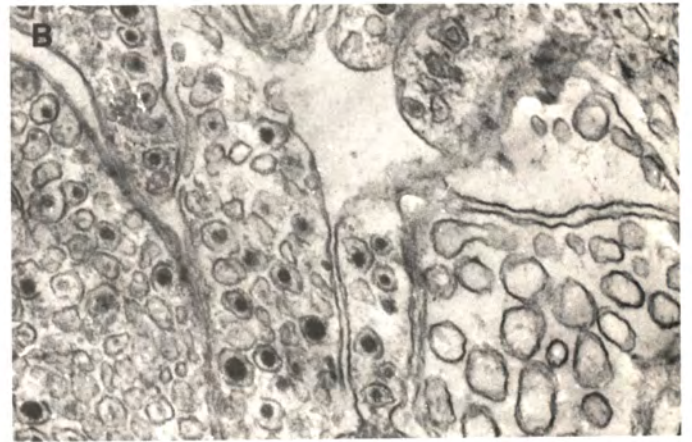
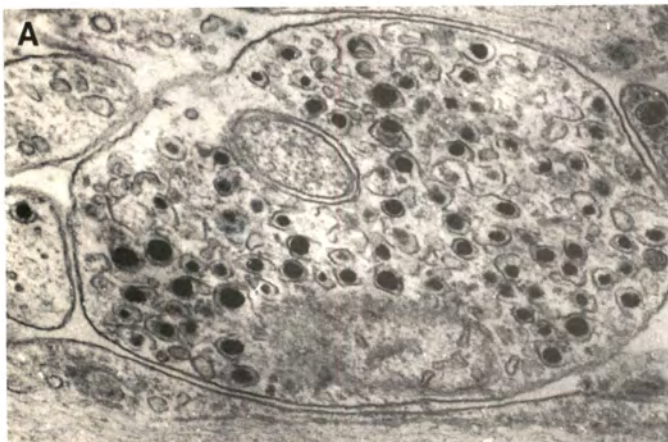


Fig. 18 : Différents types d'axones dans le neuropile du ganglion viscéral du pecten de Yeso
A - axone avec vésicules granulaires ; B - id. et axones avec de larges vésicules transparentes ; C - axone avec granules peptidergiques ; D - axone à population mixte de vésicules synaptiques et granules peptidergiques (x40 000).

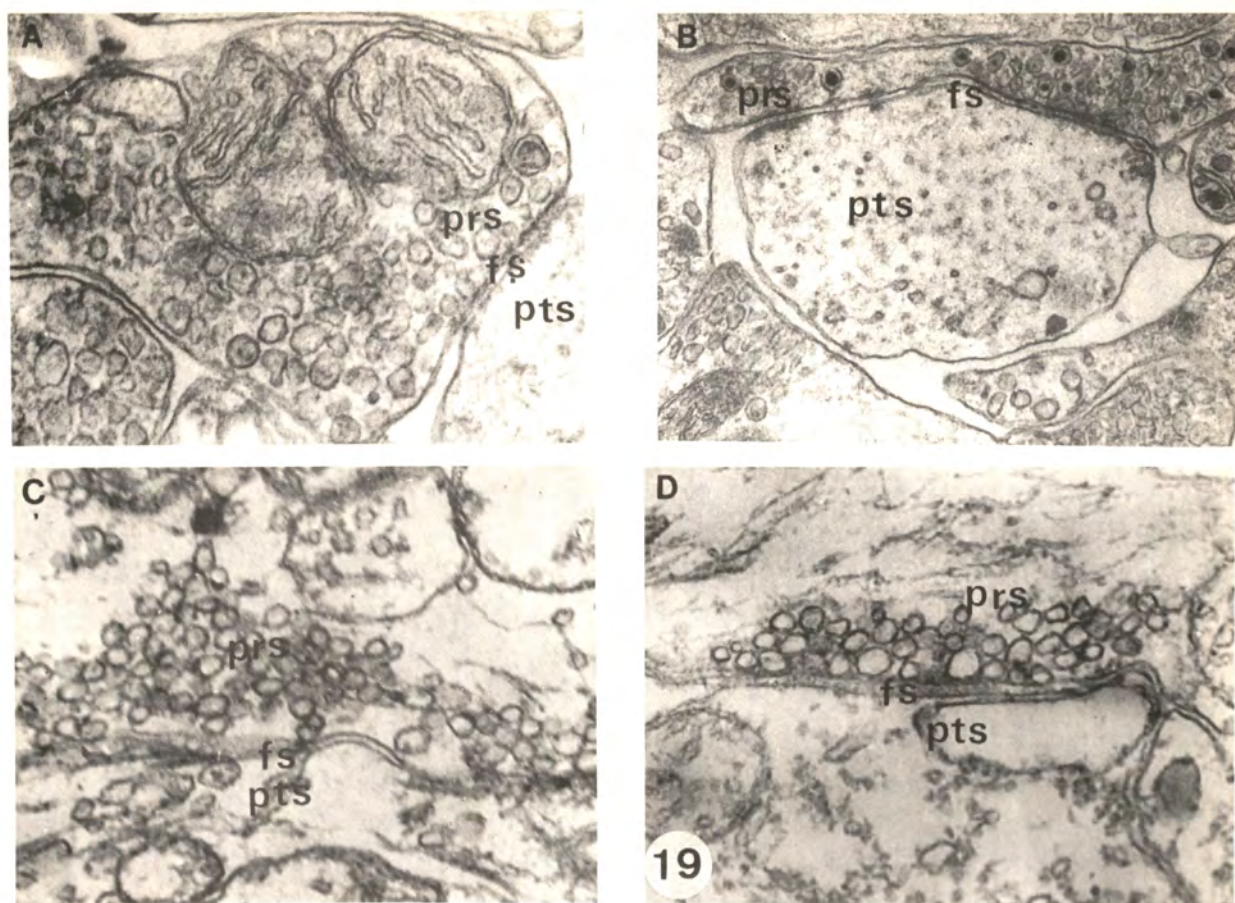


Fig. 19 : Synapses dans le neuropile du ganglion viscéral de pecten.
 A, B - synapses monoaminergiques ; C, D - synapses cholinergiques
 (x40 000).

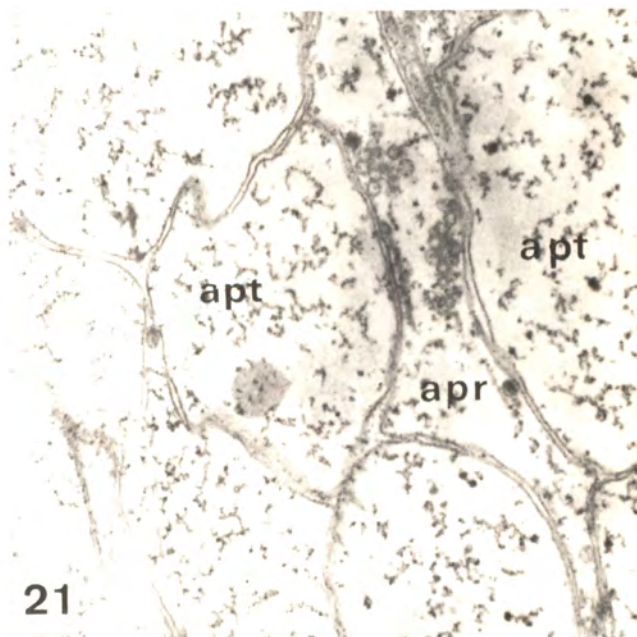
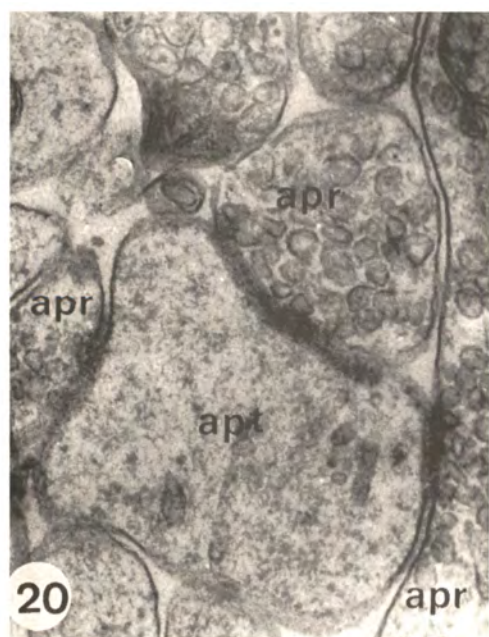


Fig. 20 : synapse convergente (x40 000)
 Fig. 21 : Synapse divergente (x25 000)
 fs - fente synaptique ; prs - partie présynaptique ; pts - partie post-synaptique; apr - axone présynaptique ; apt - axone postsynaptique.

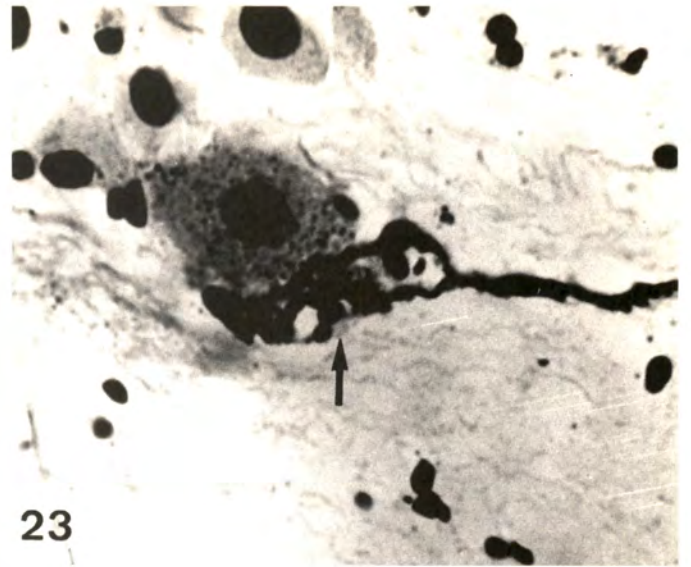
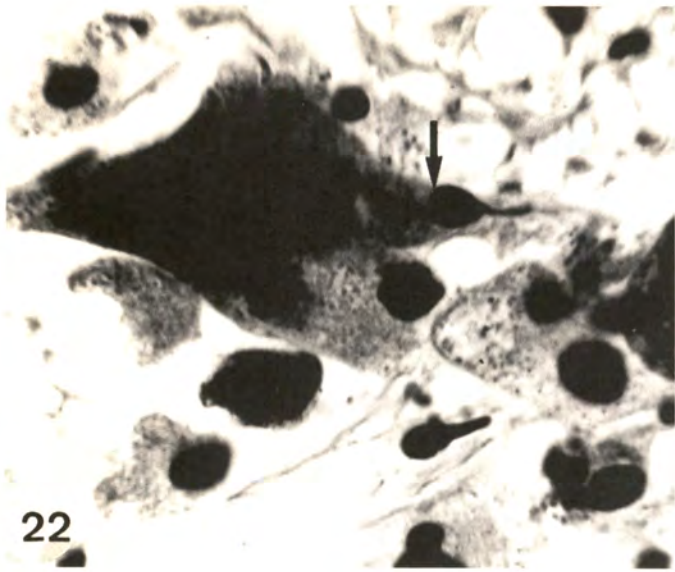


Fig. 22 : Epaissement isolé en massue sur un neurone multipolaire.
 Imprégnation. Méthode de Cajal (x 1200).

Fig. 23 : Synapse en corbeille dans le ganglion viscéral de pecten.
 Imprégnation. Méthode de Cajal (x 1200).

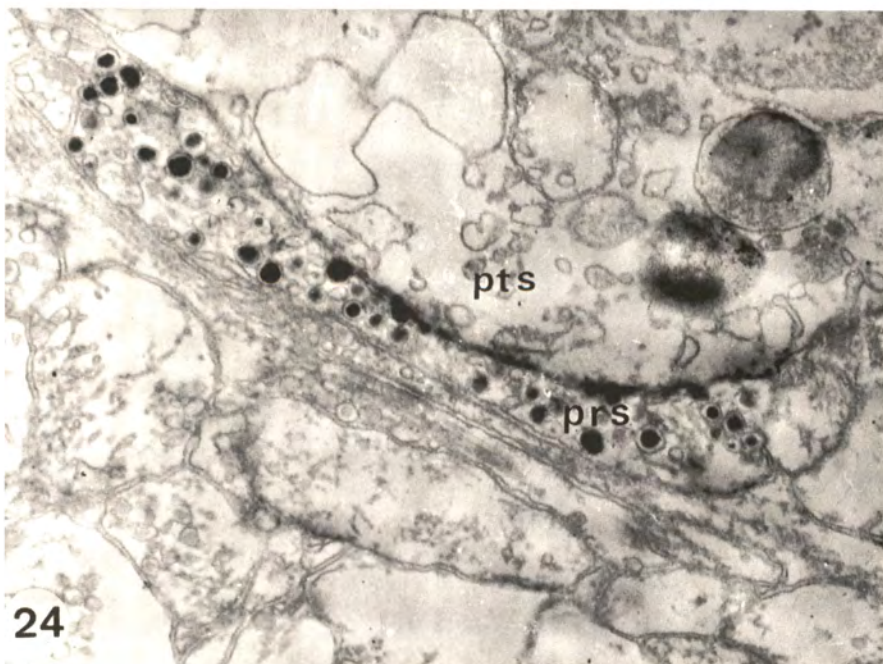


Fig. 24 : Synapse axo-somatique.
 prs - partie présynaptique ; pts - partie postsynaptique (x40 000)

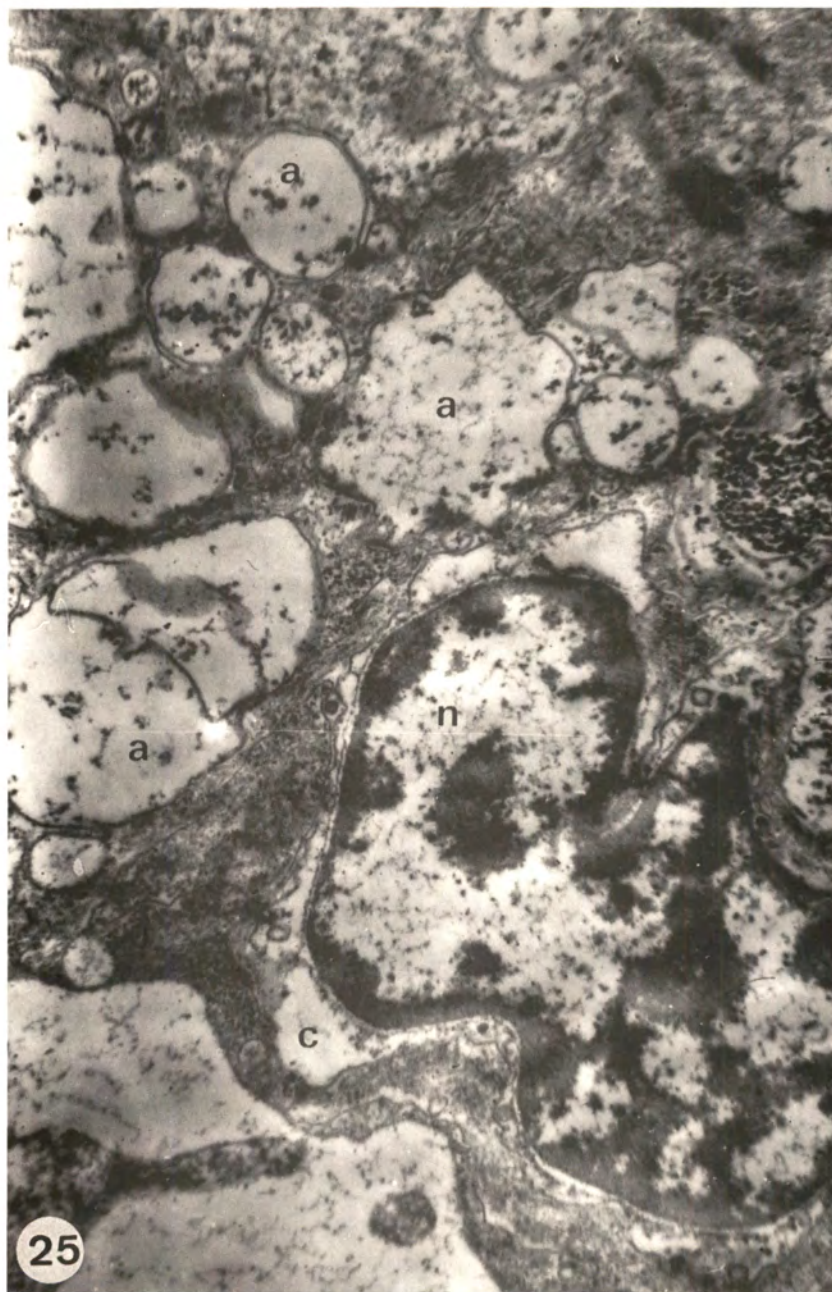


Fig. 25 : Cellule gliale du ganglion cérébropleural de la moule de Gray.
a - axone ; c - cytoplasme ; n - noyau (x7000).

CHAPITRE 2

CELLULES NEUROSECRETICES

Les cellules neurosécrétrices ont été reconnues, voici plus de cinquante ans, comme une catégorie particulière de neurones. Elles reçoivent et traitent les signaux nerveux, les transmettent chimiquement grâce à l'élaboration d'un grand nombre de substances qu'elles sécrètent, ce qui, en fait, apparaît comme leur fonction principale.

Il est difficile de faire une nette distinction entre les types de régulation par médiateurs ou par neurohormones. On admet qu'à la différence des médiateurs, qui ont une action à court terme dans la région synaptique, les neurohormones, sécrétées dans le système circulatoire, jouent un rôle à distance, de longue durée et avec un large éventail de possibilités (113). Les cellules neurosécrétrices ne libèrent pas toujours leurs hormones dans la circulation. On sait que, chez les Vertébrés, les axones des cellules neurosécrétrices pénètrent dans le parenchyme de la neurohypophyse où la sécrétion s'amasse sous la forme des corps de Herring. Bien plus, on a vu des axones de cellules neurosécrétrices avoir des contacts synaptiques avec une série de cellules exocrines contenant des inclusions ferriques et aussi avec des fibres musculaires (474). Ainsi, les hormones peptidergiques neurosécrétrices peuvent, dans des situations précises, jouer le rôle de neurotransmetteurs (120).

Chez les Invertébrés inférieurs, les cellules productrices de neurosécrétions protéiques forment une partie importante, parfois dominante, du système nerveux. Les produits des neurones sécréteurs sont engagés dans le contrôle des différentes fonctions physiologiques (67, 177, 233, 234, 237, 281, 306, 452, 455). On sait qu'il n'y a pas de glandes à sécrétion interne chez les Invertébrés. Aussi les éléments neurosécréteurs se trouvent-ils remplir le vaste domaine des fonctions endocrines chez ces animaux.

1. LOCALISATION ET NOMBRE DES CELLULES NEUROSECRETICES

Les cellules neurosécrétrices ont été décrites pour la première fois chez les Bivalves par Gabe (256), puis leur existence a été confirmée par toute une série de chercheurs (157, 159, 248, 388, 392). On a pu ainsi

décrire très complètement les aspects de la neurosécrétion dans les ganglions cérébropleuraux et viscéraux de ces animaux (148, 390, 392, 393, 424-427), moins bien toutefois dans les ganglions pédieux (20, 163, 248. Tabl. 7).

Le nombre et la situation des cellules neurosécrétrices ne sont pas identiques dans tous les ganglions. Les cellules neurosécrétrices sont bien plus nombreuses chez les espèces primitives. Chez différents Teredo, elles se trouvent dans la couche corticale de tous les ganglions, au milieu des neurones ordinaires et ne forment pas de massifs particuliers (258). Les cellules neurosécrétrices de Mytilus edulis se groupent dans les régions latérodorsales des ganglions cérébropleuraux ; le nombre de ces cellules diminue chez les Lamellibranches supérieurs et elles se concentrent, généralement, dans la région dorsale des ganglions nerveux (256).

2. TAILLE, FORME ET CLASSIFICATION

Les cellules neurosécrétrices des Bivalves sont généralement unipolaires et leur plus grand diamètre n'excède pas 25 - 30 μm . Leur forme est ovale ou piriforme. Le noyau occupe fréquemment une position centrale.

La classification des cellules peptidergiques est très difficile chez les Bivalves et se base sur les critères les plus différents. Chez Crassostrea virginica (422), on distingue deux types cellulaires, d'après leur taille, la forme de leur corps cellulaire, la présence de vacuoles dans leur cytoplasme, l'affinité du matériel neurosécrété pour des colorations définies. Les cellules de type I mesurent jusqu'à 18 μm en largeur et 35 μm en longueur ; elles sont rondes ou ovales. Le matériel sécrété est finement granuleux et ne forme pas de dépôts massifs. Les cellules de type II sont bien plus petites (15 - 25 μm), contiennent des vacuoles et des gouttelettes colloïdales. On a décrit deux types de cellules neurosécrétrices comparables dans les ganglions cérébropleuraux et viscéraux de Spisula solidissima et de Rangia cuneata, mais un type seulement dans leurs ganglions pédieux (423, 430). Fährmann a distingué deux types de cellules neurosécrétrices chez Unio tumidus (248), d'après la structure et la nature des inclusions sécrétrices. Chez Anodonta cygnea (163), les auteurs ont décelé des cellules neurosécrétrices A et B. Une différence dans la taille des cellules neurosécrétrices a été observée également chez plusieurs Teredo (258. Tabl.7).

Tsuneki (521) a décrit dans les ganglions de Mytilus edulis des cellules Gomori-négatives, fuchsinophiles et phloxinophiles. La coloration des cellules par le bleu alcian - jaune alcian permet de différencier les cellules d'après la structure chimique du matériel sécrété. Cette méthode a connu une très large diffusion pour la diagnose des cellules neurosécrétrices chez les Gastéropodes (184, 502, 538). Ainsi, grâce à cette méthode, on est parvenu à identifier chez Bulinus truncatus et Lymnea stagnalis jusqu'à dix types de neurones sécréteurs, ayant aussi des propriétés électrophysiologiques différentes.

3. STRUCTURE

Ainsi qu'on l'a fait remarquer précédemment, les cellules neurosécrétrices des Invertébrés n'offrent pas de signes particuliers. Cependant, à la différence des neurones ordinaires, elles sont capables de synthétiser, d'accumuler des substances et de les transporter le long de l'axone. La caractérisation histologique des cellules neurosécrétrices est fondée sur l'emploi de deux méthodes courantes : l'hématoxyline chromique et la fuchsine-paraldéhyde. Les inclusions qui sont mises en évidence dans les cellules neurosécrétrices par ces colorations sont habituellement qualifiées de Gomori-positives. Mais les méthodes histologiques pour étudier les inclusions neurosécrétrices se montrent peu spécifiques à l'égard des neurosécrétions des Mollusques (402, 528). On sait, par exemple, qu'à côté des neurosécrétions véritables, ces colorations font apparaître des inclusions sans rapport avec la neurosécrétion. On ne peut ainsi différencier les cellules neurosécrétrices de neurones ordinaires imitant leurs caractères, par la seule application de méthodes histologiques (448). Il n'y a pas de critères universels pour identifier les cellules neurosécrétrices et leur identité est basée sur une série d'indices dont les plus constants sont les suivants : 1) présence dans le cytoplasme d'un matériel colorable et en ultrastructure de granules élémentaires peptidergiques ; 2) existence d'un cycle de sécrétion ; 3) relation entre la neurosécrétion et l'activité physiologique ; 4) preuves de la nature hormonale des inclusions neurosécrétrices.

On a décrit et caractérisé par des méthodes histologiques des inclusions neurosécrétrices chez un certain nombre de Bivalves (248, 256, 389, 421, 428, 429). Une série de neurones se colorent en bleu clair avec la fuchsine-paraldéhyde chez le pecten de Yesso et la moule de Gray. Dans leurs cas, des inclusions finement granuleuses se répartissent, en général, assez régulièrement dans le cytoplasme. On rencontre aussi des vésicules plus grosses, atteignant 1 μm . Dans d'autres neurones, les inclusions Gomori-positives constituent des amas, formés d'un produit homogène ou finement granuleux, à la périphérie du noyau, souvent à l'un des pôles de la cellule. La partie restante du cytoplasme est alors plus claire et ne contient pas d'inclusions.

On rencontre dans tous les ganglions du pecten et surtout dans ceux de la moule des neurones dans lesquels le matériel colorable forme des amas pouvant atteindre une taille de 5 μm (Fig. 26, A, B, C, D). Ils se fusionnent dans certaines cellules et occupent une part importante du cytoplasme. A côté des inclusions granulaires, des vacuoles sont souvent visibles dans le cytoplasme des neurones. Leur diamètre atteint 5 μm dans les cellules nerveuses des ganglions viscéraux. Le cytoplasme de certaines cellules peut renfermer, en plus de ces grosses vacuoles, un nombre élevé, parfois supérieur à dix, de petites vésicules, d'un diamètre de 0,5 - 1 μm . Elles peuvent avoir une intensité de coloration identique ou différente (16).

Les cellules neurosécrétrices contiennent les structures caractéristiques des neurones typiques. L'étude ultrastructurale des éléments neurosécréteurs des Bivalves a montré dans ces cellules, un nombre élevé de mitochondries, un réticulum endoplasmique granulaire développé, localisé en général à la périphérie du cytoplasme, et un appareil de Golgi bien individualisé. On considère la présence d'une grande quantité de granules élémentaires peptidergiques dans le cytoplasme comme une propriété particulière des cellules neurosécrétrices (20, 248, 556). Ces granules, par leur structure même, sont analogues aux granules

élémentaires peptidergiques observés chez d'autres Invertébrés et chez les Vertébrés (207, 219, 360, 551, 552).

Le nombre des granules varie énormément dans les neurones. Parfois ils occupent une partie importante du cytoplasme (Fig. 27). Il est visible que la partie centrale du granule est constituée d'un matériel homogène, dense aux électrons, entouré d'une bordure claire. Des granules de structure identique se trouvent aussi dans les axones et les terminaisons nerveuses.

D'après un schéma hypothétique de formation du matériel de neurosécrétion (175), la composante protéique est synthétisée dans le réticulum endoplasmique granulaire, puis elle se déplace dans l'appareil de Golgi où se forme la membrane qui entoure le granule. La libération de ce matériel par la cellule neurosécrétrice s'effectue par transport axonique (176). Bien que ce fait ait été établi, il y a relativement longtemps, on n'a pas jusqu'à présent étudié en détail les mécanismes de migration dans les cellules neurosécrétrices des Invertébrés. On a observé, au cours du mouvement des granules de neurosécrétion le long de l'axone, une variation de leur taille et de leur densité électronique (265, 285, 348, 484). La membrane du granule possède dans ce cas des propriétés dynamiques et participe aux restructurations du contenu.

Chez les Bivalves, les images histologiques de la libération du matériel de neurosécrétion sont généralement vagues. On les discerne parfois convenablement pendant les périodes d'activité physiologique de l'animal (renouvellement du frai, périodes d'adaptation osmotique ou à la température). Le matériel Gomori-positif s'accumule généralement après son retrait du péricaryon dans les parties distales des axones (256, 389, 484). Les inclusions, finement granuleuses sur le trajet des axones, se réunissent pour former des accumulations locales. Koulakovski (66) a observé chez Mytilus edulis des images caractéristiques du transport des inclusions Gomori-positives le long de l'axone, après avoir placé les animaux dans un milieu de faible salinité. Cet auteur est ainsi parvenu à suivre les axones des cellules neurosécrétrices sur une longue distance. Dans ce cas précis, les inclusions neurosécrétrices se colorent plus intensément et d'une façon plus homogène que dans le cytoplasme cellulaire et sont bien visibles. Dans certains cas, on peut observer sur le trajet des prolongements nerveux ou dans leurs terminaisons des renflements assez larges contenant des granules Gomori-positifs.

Les observations en microscopie électronique ont montré que les granules élémentaires peptidergiques qui se trouvent dans les axones des cellules neurosécrétrices de l'escargot, Helix pomatia (336) sont fréquemment groupés et associés par une substance dense aux électrons, qui apparaît, visiblement, comme le prolongement structural de leur membrane (409, 468). Loh et ses co-auteurs (378) ont montré que la colchicine et d'autres substances, qui bloquent la fonction des microtubules, inhibent le transport des protéines depuis le péricaryon des cellules neurosécrétrices chez les Bivalves. C'est la raison pour laquelle ces auteurs supposent que les microtubules interviennent dans le processus de transport des granules élémentaires peptidergiques. La vitesse de migration du matériel neurosécrété est un peu plus faible chez les Invertébrés que chez les Poïkilothermes.

Les axones des cellules neurosécrétrices ont une répartition habituellement diffuse dans le neuropile des Bivalves. Martchenko (81) leur a trouvé une certaine concentration dans les ganglions

cérébropleuraux de Mytilus edulis, dans la zone d'où émerge la commissure intercérébrale et dans la commissure elle-même. Comme les axones adhèrent à l'enveloppe péricommissurale, celle-ci semble, d'après l'auteur, une région neurohémale.

Il paraît évident que le transport du matériel de neurosécrétion le long de l'axone n'est pas le seul moyen par lequel il est libéré. Baranyi et Salanki (163) ont observé chez Anodonta cygnea une libération de granules Gomori-positifs par le cytoplasme de la cellule dans l'espace intercellulaire et leur capture par des cellules gliales. On a décrit chez les Gastéropodes (502, 538) la libération de granules de neurosécrétion à travers la surface cellulaire. Ils peuvent, par ce moyen, être transférés à d'autres neurones ou au tissu environnant. Dans ce dernier cas, la surface de la cellule neurosécrétrice forme des saillies dans le tissu conjonctif, abondamment vascularisé autour des ganglions (450). De toute évidence, il existe aussi chez les Mollusques, un transfert direct des neurohormones des cellules neurosécrétrices au système circulatoire (16). La présence de sinus dans la couche corticale des ganglions viscéraux du pecten est un argument en faveur de cette hypothèse : le revêtement endothélial manque dans les sinus, auxquels les cellules neurosécrétrices, remplies de granules de neurosécrétion, adhèrent étroitement.

Le mécanisme de libération des neurohormones à partir des cellules est encore aujourd'hui tout à fait vague (172). Le processus peut englober tout le matériel transporté ou seulement le principe actif lié à une substance - transporteur. La dissociation du transporteur et de l'élément actif se produit dans les terminaisons de l'axone. Mais il ne faut pas en conclure que la dissociation du matériel peut se produire en n'importe quel endroit de l'axone. On ne connaît pas les causes qui entraînent la libération des neurosécrétions. On pense (173, 174) qu'elle est due à l'activité électrique des cellules neurosécrétrices elles-mêmes. Elles ont, en effet, la capacité de propager l'influx nerveux en direction des terminaisons. La présence d'ions Ca^{++} et Mg^{++} est indispensable à la libération de l'hormone dans le milieu environnant (174, 440). Arch (150) a montré que l'hormone de ponte d'Aplysia californica, sécrétée dans les cellules sacculiformes des ganglions pariétoviscéraux, disparaissait des terminaisons nerveuses après incubation des ganglions dans un milieu à forte concentration d'ions K^+ .

4. CARACTERES CYTOCHIMIQUES

On estime que chez la majorité des Invertébrés, les cellules neurosécrétrices élaborent et libèrent des hormones peptidiques. Hélas, les recherches sur la nature des inclusions neurosécrétrices chez les Mollusques sont extrêmement pauvres et peu nombreuses, en raison des difficultés d'extraction et d'identification. Lubet (389) avait supposé que les inclusions neurosécrétrices de Mytilus edulis ne renfermaient pas de polysaccharides. Tsuneki (521) l'a confirmé plus tard et a montré que les granules de neurosécrétion colorés par le bleu alcian - jaune alcian sont APS négatifs.

Dans les cellules neurosécrétrices de Diplothyra smithii et Crassostrea virginica (429, 431), on a trouvé une forte concentration d'ARN et de phospholipides. Mais on n'a pas démontré de lien entre les

inclusions lipidiques et la neurosécrétion chez ces Mollusques. On remarque que les cellules neurosécrétrices des ganglions cérébropleuraux de Mytilus edulis se colorent différemment au bleu alcian - jaune alcian (521). Ceci est dû aux différences de pourcentage des groupes sulfhydriques et disulfiques du matériel de sécrétion (451).

Il est prouvé (158, 160) que le renforcement de l'activité neurosécrétrice dans les ganglions d'Anodonta cygnea s'accompagne d'un accroissement de l'activité de la phosphatase acide dans les neurones. Un changement inverse a lieu également dans l'activité de la phosphatase alcaline. Selon l'auteur, c'est lié aux fonctions différentes de ces enzymes. La phosphatase alcaline est plus active pendant la période de synthèse du matériel de sécrétion et la phosphatase acide au cours de sa libération. Il est évident que la thèse de la nature peptidique des hormones neurosécrétrices des Invertébrés reste valable pour les Mollusques. Ainsi, en étudiant la biosynthèse de l'hormone de ponte de l'Opisthobranch Aplysia californica, il a été possible de mettre en évidence des protéines d'un poids moléculaire de 25 000 d., synthétisées par les cellules en corbeille des ganglions pariétoviscéraux (150). Loh et ses co-auteurs (378) ont décelé chez ce même Mollusque une neurohormone polypeptidique d'une masse moléculaire de 3000 d. A leur avis, ces polypeptides de masses moléculaires différentes ont des rôles physiologiques différents.

5. CYCLE DE SECRETION

Il a été établi par différents chercheurs que les cellules neurosécrétrices avaient un rythme de fonctionnement chez les Invertébrés (148, 490) comme chez les Vertébrés (3, 113) et qu'une suite de phases se succédaient dans un ordre très strict : phase de repos, synthèse active et libération du matériel hormonal. En règle générale, le processus de sécrétion est lié au changement des dimensions de la cellule, du noyau et du nucléole. Polenov (113) a distingué deux aspects d'intensité différente dans les processus sécrétoires : un fonctionnement modéré dans les conditions normales (standardisées) et un fonctionnement intensif induit par l'activation des phénomènes physiologiques de l'organisme. Des cycles de sécrétion ont été aussi décrits pour les cellules neurosécrétrices des Mollusques bivalves (80, 524).

Antheunisse a discerné quatre stades d'activité pour les cellules neurosécrétrices de Dreissena polymorpha (148). Au début du cycle de sécrétion, les inclusions Gomori-positives sont réparties régulièrement dans le cytoplasme, puis elles se concentrent autour du noyau et on observe leur déplacement dans la région voisine de la partie proximale de l'axone avant leur libération.

La définition des cycles neurosécrétoires est uniquement fondée sur l'observation en microscopie photonique, des variations de la morphologie des inclusions Gomori-positives, ce qui en réduit considérablement la valeur.

Des données morphométriques ont été établies pour les cellules peptidergiques des ganglions cérébropleuraux de la moule de Gray avec des tableaux précis de l'aspect des inclusions sécrétrices (20). Deux stades d'activité cellulaire ont été ainsi définis en fonction de la présence, du nombre et de la forme des inclusions : au stade I correspond l'état

relatif de repos de la cellule et au stade II, l'activité de synthèse. Par la suite on a distingué : a) une synthèse avec une accumulation prépondérante de la sécrétion (stade IIa) ; b) une synthèse en équilibre avec la libération de ce matériel (stade IIb) ; c) une synthèse avec évacuation prépondérante de l'hormone (stade IIc). L'état relatif de repos est caractérisé par l'absence d'inclusions colorables et une faible basophilie du cytoplasme. Les mottes de chromatine du noyau sont petites, peu nombreuses et proches de l'enveloppe nucléaire. Les dimensions du péricaryon, du noyau et du nucléole sont minimales (Tabl. 8).

Le stade IIa est caractérisé par l'intensité de coloration du cytoplasme à la fuchsine - paraldéhyde et l'on trouve un certain nombre de granules dans les axones. Les tailles des cellules, noyaux et nucléoles augmentent par rapport à celles que l'on a notées pendant la phase de repos, et ceci d'une manière significative statistiquement (Tabl. 8). Cet état des neurones n'est caractéristique qu'à certaines périodes de l'année. Au stade IIb, les inclusions granulaires occupent la zone de cytoplasme proche du noyau. La taille des inclusions ne dépasse pas, en général, 0,5 - 1 μ m. La présence de granules de sécrétion dans les axones, sur toute la longueur des fibres nerveuses, est particulièrement typique à ce stade. Le noyau est riche en chromatine, dispersée régulièrement. Les dimensions des cellules, de leur noyau et des nucléoles sont maximales. Les rapports nucléo-plasmiques sont le double ou plus du double de ceux observés à l'état de repos. Au stade suivant IIc, des changements importants ont lieu dans la structure du neurone. Le cytoplasme contient des vacuoles claires, de différentes tailles. Un certain nombre d'inclusions Gomori-positives sont présentes dans les axones. La taille des cellules diminue. La réalisation de ce stade indique la fin des processus de synthèse. Le cytoplasme perd sa basophilie et prend un aspect spongieux. Le fonctionnement de la cellule neurosécrétrice entre dans une phase de repos relatif.

Les différents stades d'activité d'une cellule neurosécrétrice sont ainsi définis par la quantité et l'aspect du matériel Gomori-positif qui lui est propre, par la vitesse de synthèse et de libération de ce matériel neurosécrété et aussi par la taille des cellules, de leurs noyaux et nucléoles. Un cycle conforme à ce schéma a été mis en évidence dans les neurones de tous les ganglions de la moule de Gray et du pecten de Yeso. C'est une base pour évaluer l'activité neurosécrétrice dans les ganglions au cours de l'année.

6. ASPECT SAISONNIER DE L'ACTIVITE NEUROSECRETRICE

Des variations saisonnières ont, dans une série d'exemples, été décrites chez les Mollusques bivalves. Lubet (390) a rapporté la présence d'un grand nombre d'inclusions Gomori-positives chez Mytilus edulis au printemps avant l'émission des gamètes et leur absence presque totale en été. Antheunisse (148) a indiqué dans une étude spécialement orientée sur ce sujet, qu'il y avait un nombre minimum de cellules neurosécrétrices en été dans les ganglions cérébropleuraux comme dans les ganglions viscéraux, avec, cependant, des variations différentes de leur nombre dans les divers ganglions au cours de l'année. Ainsi le nombre de cellules neurosécrétrices est maximum, à l'automne dans les ganglions viscéraux, et au printemps dans les ganglions cérébropleuraux. La quantité d'inclusions Gomori-positives varie également dans les cellules.

Activité neurosécrétoire de la moule femelle

Le matériel Gomori-positif sécrété dans les neurones des ganglions de la moule femelle est présent tout au long de l'année, mais son taux, son aspect morphologique et le nombre de cellules où il se trouve, ne sont pas constants. On observe ainsi la quantité la plus faible d'inclusions neurosécrétoires dans les ganglions en septembre. Le nombre de cellules contenant ces inclusions est de 16 % dans les ganglions cérébropleuraux, de 22 % dans les ganglions viscéraux et de 19 % dans les ganglions pédieux (Fig. 28). Une grande partie des neurones sécréteurs se trouve aux stades II b ou II c.

A la fin septembre, on relève une activation des processus de neurosécrétion. Il y a un accroissement du nombre de neurones sécréteurs. Ce fait est caractéristique pour les ganglions cérébropleuraux où le nombre de ces cellules atteint 61 %. Le phénomène est un peu plus réduit dans les ganglions viscéraux (53 %). On enregistre une diminution du volume des cellules, noyaux et nucléoles dans tous les ganglions pendant le mois de novembre. Le nombre total de cellules qui contiennent du matériel de neurosécrétion baisse et les rapports nucléo-plasmiques tombent à 0,104. Le volume moyen des cellules, de leur noyau et des nucléoles remonte en décembre et le nombre de cellules neurosécrétoires augmente.

Avec l'arrivée des basses températures d'hiver, en janvier - février, l'activité neurosécrétoire ralentit dans les ganglions cérébropleuraux et viscéraux. On peut constater sur la figure 29, A, B, C, que le volume des cellules, des noyaux et des nucléoles diminue. Le nombre de cellules sécrétoires est aussi inférieur à celui de décembre.

Les dimensions des cellules neurosécrétoires s'accroissent brusquement au printemps. Les rapports nucléo-plasmiques s'élèvent. Le nombre de neurones en phase active de sécrétion devient maximum en avril. Une grande partie des cellules se trouve alors aux stades II b et II c. On rencontre moins fréquemment des cellules au stade II a. Les volumes des cellules neurosécrétoires, comme ceux des noyaux et de leurs nucléoles diminuent ensuite dans le courant de mai - juin ; le nombre de cellules renfermant des inclusions neurosécrétoires Gomori-positives décroît aussi. La plupart des neurones, spécialement ceux des ganglions cérébropleuraux, se trouvent au stade II c. On voit alors des inclusions neurosécrétoires Gomori-positives sur le trajet d'axones irrégulièrement élargis.

En juillet - août, on remarque un regain d'activité neurosécrétoire dans les ganglions cérébropleuraux et viscéraux. Un nouvel accroissement du volume moyen des cellules, des noyaux et des nucléoles se produit. Un grand nombre de neurones sécréteurs se trouve alors au stade II b. Mais à l'inverse, les volumes cellulaires moyens régressent dans les ganglions pédieux.

Il est donc possible d'observer au cours de l'année une alternance de poussées et de retombées de l'activité neurosécrétoire dans tous les ganglions de la moule de Gray femelle. On notera que c'est dans les ganglions cérébropleuraux et viscéraux que la variabilité des processus de sécrétion est la plus grande.

Activité neurosécrétoire de la moule mâle

Tout comme chez les femelles, l'activité neurosécrétoire est variable dans les ganglions cérébropleuraux, viscéraux et pédieux des moules mâles. C'est au début septembre (Fig. 30) que le nombre de cellules sécrétrices et la quantité d'inclusions qu'elles renferment sont les plus faibles. Pourtant le nombre de cellules neurosécrétrices augmente dès la mi-septembre pour atteindre en octobre 64 % dans les ganglions cérébropleuraux. Ce pourcentage est un peu plus faible dans les ganglions viscéraux. On constate en même temps que le volume des cellules, des noyaux et des nucléoles croît simultanément, en particulier dans les ganglions cérébropleuraux et viscéraux (Fig. 31, A, B, C). L'accroissement du nombre de cellules sécrétrices est moins remarquable dans les ganglions pédieux (Fig. 30).

Une activité sécrétoire élevée se maintient dans tous les ganglions durant le mois de décembre et les volumes des cellules, de leur noyau et des nucléoles demeurent élevés. Un grand nombre de cellules se trouve alors aux stades d'activité II b ou II c. Puis chez les mâles, comme chez les femelles, les volumes de ces trois paramètres et le nombre de cellules actives marquent une chute brutale en janvier-février (Fig. 30). Dans les ganglions pédieux, au contraire, les croissances cellulaire, nucléaire et celle du nucléole, notées en décembre se poursuivent (Fig. 31). Ce n'est qu'en février, comme dans tous les ganglions, qu'on note une baisse de l'activité neurosécrétoire.

Un brusque accroissement du volume des cellules, de leur noyau et des nucléoles se produit dans tous les ganglions en mars. En même temps le nombre de cellules sécrétrices augmente et une grande partie des neurones est alors dans une phase de "synthèse active". Une quantité abondante de matériel sécrété se trouve dans les axones. Cette forte activité sécrétoire diminue dans les ganglions en avril.

En mai, les volumes des cellules et des nucléoles dépassent légèrement le niveau de ces mêmes paramètres en septembre, mais le volume nucléaire (qui est l'indice capital de l'activité cellulaire) diminue. L'activité sécrétoire, peu élevée, baisse en juin, tandis qu'un nouveau regain d'activité se produit en juillet dans les ganglions cérébropleuraux et viscéraux.

Il existe donc chez la moule mâle des variations périodiques de l'activité sécrétoire dans les ganglions cérébropleuraux, viscéraux et pédieux. C'est dans les ganglions cérébropleuraux et viscéraux que cette activité présente la plus grande variabilité. La comparaison des changements qui surviennent dans l'activité neurosécrétoire, à l'intérieur des ganglions des moules mâles et femelles indique que les périodes d'accroissement et de chute de cette activité coïncident pour les deux sexes.

Activité neurosécrétoire du pecten femelle

A la différence de la moule, chez laquelle on observe une assez grande activité neurosécrétoire pendant l'été, une grande partie des cellules neurosécrétrices des ganglions cérébropleuraux, viscéraux et pédieux des pectens femelles ne contient pas d'inclusions neurosécrétrices pendant cette période (Fig. 32). Le cytoplasme des cellules est clair,

avec partiellement quelques vacuoles. Un nombre considérable de neurones est au stade de "repos relatif". On n'observe pas d'inclusions Gomori-positives dans le neuropile des ganglions. Le tableau cytologique demeure semblable sur la deuxième partie du mois de juin, en juillet et en août, en relation avec le faible niveau des paramètres (volumes) cellulaires (Fig. 33, A, B, C). Pendant cette période, les rapports nucléo-plasmiques ont des valeurs minimales.

Le matériel Gomori-positif, finement granuleux, apparaît dans les cellules neurosécrétrices en septembre-octobre et se répartit essentiellement autour du noyau. L'activité neurosécrétrice de certains neurones correspond au stade II b. Une grande quantité de neurosécrétion afflue dans le neuropile sous forme d'inclusions. Le volume des cellules, comme celui des noyaux et des nucléoles s'accroît. Les rapports nucléo-plasmiques augmentent. L'accroissement des paramètres cellulaires est très fort en octobre. Le nombre de neurones aux différents stades d'activité sécrétrice croît aussi et atteint, par exemple, 64 % dans les ganglions cérébropleuraux. Beaucoup de neurones sont alors au stade II c. On rencontre ainsi des cellules aux étapes finales du cycle de sécrétion. Le matériel sécrété est abondant dans le neuropile.

On observe en novembre-décembre une élévation du nombre de cellules renfermant du matériel Gomori-positif en même temps qu'une certaine diminution des paramètres volumétriques. On trouve des neurones au stade d'accumulation de la sécrétion. La diminution de l'activité neurosécrétrice se poursuit en janvier et s'abaisse, approximativement, pendant cette période au niveau de la période estivale.

On assiste en février à un accroissement du volume des cellules, des noyaux et des nucléoles au sein des ganglions cérébropleuraux. Cet accroissement dure jusqu'au mois de mars inclus. On retrouve également cette poussée d'activité dans les cellules neurosécrétrices des ganglions viscéraux, dont le nombre devient maximal pendant cette période. La basophilie du cytoplasme augmente, c'est à dire que la plupart des cellules se trouve alors en état de synthèse active. C'est en relation avec les indices volumétriques de ces cellules (corps cellulaires, noyaux et nucléoles). Les rapports nucléo-plasmiques augmentent et atteignent en mai une valeur maximale (0,156) dans les ganglions cérébropleuraux (Fig. 33). Une grande partie des neurones sécréteurs est alors au stade II a ou II b. Fin mai, une majorité de neurones est au stade II c. On remarque dans le neuropile un petit nombre d'inclusions Gomori-positives.

Activité neurosécrétrice du pecten mâle

Les changements dans l'activité neurosécrétrice du pecten mâle coïncident dans l'ensemble avec ceux de la femelle. On remarque qu'en juin, juillet, août, le niveau des indices volumétriques des cellules neurosécrétrices (pericaryons, noyaux, nucléoles) est bas, la plupart des cellules étant en état de "repos relatif" tandis que le nombre de cellules aux différents stades de synthèse est minimal (Fig. 34).

Un accroissement des paramètres volumétriques a lieu en septembre (Fig. 35). C'est caractéristique pour les ganglions viscéraux où l'on observe une très brusque croissance du nombre de cellules contenant des inclusions Gomori-positives. L'activité neurosécrétrice continue à croître en octobre. Les rapports nucléo-plasmiques s'élèvent aussi et

un grand nombre de neurones accède au stade II c. Aussi trouve-t-on du matériel Gomori-positif dans les axones.

Au cours des mois de décembre et de janvier, les volumes des cellules neurosécrétrices des noyaux, des nucléoles, diminuent jusqu'à leurs valeurs du mois de juin, sauf dans les ganglions viscéraux. Un nouvel accroissement de ces paramètres volumétriques se produit en février dans les cellules nerveuses des ganglions cérébropleuraux et viscéraux. On note en même temps que le nombre de neurones aux différents stades du cycle sécréteur est maximum, une majorité se trouvant au stade II b. Une chute brusque de l'activité neurosécrétrice a lieu en mai. La quantité d'inclusions Gomori-positives dans les cellules et le nombre de cellules qui les contiennent diminue, tandis qu'un très grand nombre de granules s'observent dans les axones du neuropile.

On relève, ainsi, deux pics d'activité neurosécrétrice dans les ganglions du pecten mâle, l'un se situe en octobre-novembre, l'autre en mars-avril. Les ganglions pédieux se caractérisent par la très faible variabilité de leur activité neurosécrétrice. Sur la base des données obtenues, on peut estimer qu'une grande partie des neurones de la moule de Gray et du pecten de Yeso est apte à produire du matériel de neurosécrétion. Le nombre des cellules neurosécrétrices varie au cours de l'année. La quantité du matériel sécrété et son aspect morphologique ne demeurent pas constants. Il y a des inclusions Gomori-positives dans les processus des cellules nerveuses, dans le neuropile. De toute évidence, il existe une relation entre l'état physiologique de l'animal et l'intensité de la synthèse et de la libération du matériel Gomori-positif. Les neurones qui élaborent des sécrétions ont un cycle de production caractéristique, au cours duquel le taux de sécrétion est fonction des changements de taille de la cellule, de son noyau et du nucléole. Les variations les plus importantes sont celles du noyau, considéré comme le centre de l'activité de synthèse du neurone. L'activité neurosécrétrice varie, en général, nettement dans les ganglions cérébropleuraux et viscéraux et de façon synchrone chez les mâles et les femelles au cours de l'année.

Chez la moule, l'activité neurosécrétrice croît et décroît au moins quatre fois dans l'année. Elle atteint son plus haut niveau en mars-avril. Chez le pecten, l'accroissement de l'activité neurosécrétrice a lieu deux fois dans l'année, en octobre-novembre et en avril. Les différences entre les activités neurosécrétrices du pecten et de la moule sont dues, avant tout, à la température du milieu ambiant. Les moules constituent un genre subboréal, s'étendant jusque dans les eaux subtropicales (28). La gamme de températures favorables à leur activité sexuelle et générale est très large (38). Le pecten de Yeso termine sa reproduction dans une eau à 17-19° et le niveau des processus physiologiques s'abaisse considérablement dans la glande sexuelle pour une élévation supérieure de la température. C'est ce qui explique la faible activité des cellules neurosécrétrices du pecten en été.

7. RÔLE DE LA NEUROSECRETION

Depuis l'époque à laquelle a été décrit pour la première fois le phénomène de neurosécrétion chez les Mollusques bivalves (256) jusqu'à nos jours, les recherches qui ont prévalu dans l'endocrinologie de ces animaux ont été des études anatomo-morphologiques. Le rôle physiologique de la

neurosecrétion a été beaucoup moins exploré. Et dans ce domaine, les faits rapportés dans la littérature scientifique sur le rôle de la neurosecrétion chez les Bivalves peuvent se discuter.

Diverses recherches ont été menées pour mettre en évidence le rôle du système nerveux dans le contrôle du métabolisme et de la croissance (186, 392, 396, 397). L'ablation bilatérale des ganglions cérébropleuraux chez Mytilus galloprovincialis provoque un ralentissement de la croissance. Chez les jeunes individus, ce processus est réversible et la vitesse de croissance se rétablit ensuite normalement. Chez les adultes, on observe, après l'ablation de ces ganglions, une perturbation du métabolisme des lipides et du fonctionnement de la glande byssogène, ce qui a pour conséquence de faire perdre à la moule la faculté de se fixer au substrat.

Les extraits aqueux des ganglions nerveux activent chez une série de Mollusques le travail du muscle cardiaque et chez d'autres entraînent la contraction des éléments musculaires du corps. Cette réaction de l'organisme est imputable aux polypeptides synthétisés dans les cellules neurosecrétrices (286). On a extrait l'une de ces hormones chez Macrocallista nimbosa. Les recherches pour déterminer sa nature chimique ont indiqué qu'il s'agissait d'un tétrapeptide (Phénylalanine - méthionine - arginine - phénylalamide : FMRF). Pour les auteurs, l'hormone est libérée dans l'hémolymphe avec d'autres polypeptides. Elle maintient durablement le tonus, le rythme et l'excitabilité de la musculature viscérale des Bivalves.

Le maintien de Mytilus galloprovincialis dans un milieu où la salinité est abaissée de 50 % (397) renforce l'activité neurosecrétrice des ganglions cérébropleuraux et la migration du matériel sécrété le long des axones. La teneur en eau de l'organisme s'élève alors de 87 à 92 % au cours des premiers jours. L'ablation de ces ganglions l'accroît jusqu'à 95 %. L'augmentation de la salinité qui représente, selon les auteurs (396), un stress plus grand que son abaissement, entraîne des modifications importantes des cellules des ganglions cérébropleuraux. Ces animaux connaissent, en effet, fréquemment des conditions de dessalure dans leur habitat, du fait des pluies. Dans les deux cas, les auteurs n'ont pas remarqué de changements dans les ganglions viscéraux et pariétaux. Nagabushanam (426) a également observé une libération d'inclusions neurosecrétrices dans les ganglions de Crassostrea virginica avec la hausse de la salinité. L'ablation de ces ganglions nerveux provoque une absorption d'eau et un fort accroissement du poids du corps. De brusques perturbations de la régulation osmotique ont lieu aussi après l'ablation des ganglions viscéraux.

On sait, par ailleurs, que les cellules neurosecrétrices des Bivalves sont capables de répondre aux changements des facteurs internes et externes, quel que soit le stade de leur activité de synthèse. L'injection d'insuline au Bivalve Meretrix casta provoque des variations significatives des cellules neurosecrétrices du ganglion cérébropleural (344). Une rétraction du corps cellulaire se produit avec disparition des inclusions Gomori-positives du cytoplasme. L'auteur suppose donc que les cellules neurosecrétrices concernées participent au métabolisme des glucides. En injectant à Anodonta cygnea des doses appropriées de propionate d'oestradiol, on accroît l'activité de synthèse et la production d'inclusions Gomori-positives dans les cellules neurosecrétrices, et on active aussi la libération de ce matériel (162).

L'intensité de la synthèse et de la libération du matériel neurosécréteur dépend chez Mytilus edulis du degré de variation de la salinité (66) et se caractérise par quelques particularités. Tous les groupes de cellules neurosécrétrices ne réagissent pas de la même manière. Les cellules les plus réactives sont celles dont les axones se dirigent vers la périphérie des ganglions. D'après l'auteur, cela assure une libération plus active du matériel sécrété dans le milieu humoral. Il se forme des renflements caractéristiques des terminaisons d'axones dans un certain nombre de cellules et ceux-ci peuvent atteindre des dimensions assez importantes.

Tableau 7 : Cellules neurosécrétrices des ganglions chez les Bivalves.

Espèce, auteur	Présence, localisation et brève caractérisation des éléments neurosécréteurs dans les ganglions.	Fonction
Super Ordre des Protobranches Ordre des Crénodontes		
<u>Nucula nucleus</u> (256)	Nombreuses cellules neurosécrétrices localisées dans la région dorsale des ganglions cérébropleuraux et viscéraux ; unipolaires avec un corps ovale ou piriforme, d'une taille n'excédant pas 20 μm et contenant des inclusions Gomori-positives. Non décelées dans les ganglions pédieux.	Rôle physiologique inconnu.
Super Ordre des Autobranches Ordre des Actinodontes		
<u>Anodonta cygnea</u> (157, 163, 470)	Cellules présentes dans tous les ganglions, ne formant pas d'amas particuliers, mais dispersées dans la couche corticale. Cellules sécrétrices de types A et B. Les cellules de type A sont petites, ovales ou arrondies contenant un matériel colloïdal Gomori-positif, généralement disposées dans la zone médiane de la couche corticale. Le matériel Gomori-positif est finement granuleux et abondant.	On suppose la participation des éléments neurosécréteurs dans le contrôle de la reproduction ; une relation directe avec l'activité périodique de l'animal est cependant réfutée.
<u>Parreysia corrugata</u> (434)	Cellules décrites dans tous les ganglions, localisées essentiellement dans la région dorsale. Deux types cellulaires A et B. Les cellules A sont unipolaires, ont une taille de 15 à 20 μm , des inclusions Gomori-positives sous forme de particules colloïdales. Les cellules de type B sont unipolaires, ovales, ont une taille de 20 à 25 μm , de petites inclusions granuleuses Gomori-positives et sont vacuolisées.	Il apparait un changement saisonnier dans l'activité des cellules A et B des ganglions cérébropleuraux et viscéraux, en relation avec la reproduction. L'ablation des ganglions cérébropleuraux avant la maturation induit une ponte précoce. La viscéralectomie est sans influence sur le frai, mais ralentit la filtration de l'eau.

Tableau 7 : (Suite)

Espèce, auteur	Présence, localisation et brève caractérisation des éléments neurosécréteurs dans les ganglions.	Fonction
<u>Dreissena polymorpha</u> (148)	Eléments neurosécréteurs dans les ganglions cérébropleuraux, viscéraux et pédieux. Existents dans toutes les parties de la couche corticale.	Une relation entre l'activité neurosécrétrice et le cycle de reproduction a été observée. L'ablation des ganglions cérébropleuraux n'agit pas sur la grande croissance des ovocytes, mais accélère le frai chez les animaux matures, conséquence d'un accroissement de leur sensibilité aux conditions externes; cependant le rôle de la neurosécrétion des ganglions cérébropleuraux a été démenti.
Ordre des Cyrtodontes		
<u>Mytilus edulis</u> (66, 80, 82, 256, 388, 390, 393, 394, 395, 521)	Eléments neurosécréteurs dans les ganglions cérébropleuraux, viscéraux et pédieux. Dans les premiers, ils sont localisés dans les régions dorsales et latérales, principalement au point d'émergence des nerfs; les cellules sont unipolaires et mesurent 15-30 µm. 3 types cellulaires révélés au bleu alcian-jaune alcian: vert, jaune, et jaune pâle. Dans les ganglions viscéraux, les cellules neurosécrétrices sont surtout dans la région dorsale et quelques unes dans la région ventrale. Elles sont fuchsino-philés, rondes ou ovales. Dans les ganglions pédieux, les éléments neurosécréteurs n'ont pas une position définie dans la région corticale.	Les neurohormones des ganglions cérébropleuraux accroissent l'activité mitotique des cellules germinales des gonades et la vitellogénèse dans les ovocytes, augmentent la sensibilité des individus adultes aux facteurs externes en stimulant leur activité de ponte. Elles déterminent une réaction d'adaptation à la salinité et à l'hypoxie et contrôlent le métabolisme lipidique.
<u>Mytilus perna</u> (524)	Présence d'éléments neurosécréteurs dans tous les ganglions. Cellules unipolaires, plus rarement bi-ou multipolaires. 2 types de cellules: les cellules de type 1 sont unipolaires, ovales, mesurent 12 à 20 µm et se trouvent dans la région rostro-ventrale de la couche corticale des ganglions, en général à la sortie des nerfs. Elles contiennent des inclusions Gomori-positives de formes variées et des vacuoles. Les cellules de type 2 sont localisées dans les régions rostro-ventrales et dorsales des ganglions, mesurent 25 à 30 µm, sont unipolaires, plus rarement bi- ou multipolaires.	On a remarqué une relation entre l'activité neurosécrétrice des ganglions cérébropleuraux et le cycle sexuel. Leur ablation entraîne l'abolition de leur aptitude à se fixer au substrat par absence de formation des filaments du byssus.

Tableau 7 : (suite)

Espèce, auteur	Présence, localisation et brève caractérisation des éléments neurosécréteurs dans les ganglions.	Fonction
<u>Crassostrea virginica</u> (420, 422, 426, 431)	Les cellules neurosécrétrices se trouvent dans la région dorsale des ganglions cérébropleuraux et viscéraux. 2 types cellulaires : dans le type I, les cellules sont unipolaires, ont une forme irrégulière, une taille de 20 à 35 µm et des inclusions granulaires, fines, Gomori-positives, bleu foncé ou rouges au Mallory. Ces cellules sont parfois vacuolisées. Les cellules de type 2 sont unipolaires, ovales, mesurant 15-25 µm avec des inclusions Gomori-négatives et un grand nombre de petites vacuoles.	On pense que les cellules de type I participent à la régulation de l'activité génitale et du frai. Les neurohormones des ganglions viscéraux contrôlent la vitesse de filtration de l'eau.
<u>Modiolus dimessus</u> (428)	Existents dans tous les ganglions. Leur situation dans la zone corticale n'a pas été précisée. L'auteur ne distingue qu'un seul type cellulaire, unipolaire, mesurant jusqu'à 20 µm.	Signification physiologique inconnue.
<u>Modiolus barbatus</u> (256)	Se trouvent dans la partie dorsale des ganglions cérébropleuraux. Cellules ovales ou arrondies, de taille inférieure à 20 µm. N'ont pas été décelées dans les ganglions pédieux.	Fonction inconnue.
Ordre des Pectinidés		
<u>Chlamys distorta</u> <u>Chlamys opercularis</u> (256)	Les éléments neurosécréteurs sont situés dans les régions rostrales et dorsales des ganglions cérébropleuraux et viscéraux. Les cellules sont unipolaires, ovales ou arrondies, d'une taille inférieure à 20 µm. On n'en a pas observé dans les ganglions pédieux.	Fonction inconnue.
<u>Chlamys varia</u> (256, 258)	Sont situés dans les régions rostrales, dorsales et latérales des ganglions cérébropleuraux et essentiellement dans la région dorsale des ganglions viscéraux. Deux types cellulaires : unipolaires de moins de 20 µm et multipolaires, de 8 à 15 µm (plus rares). Pas de cellules neurosécrétrices dans les ganglions pédieux.	Hypothèse d'une participation dans la reproduction.

Tableau 7 : (Suite)

Espèce, auteur	Présence, localisation et brève caractérisation des éléments neurosécréteurs dans les ganglions.	Fonction
<u>Lima hians</u> (256)	Cellules unipolaires, ovales ou arrondies, de moins de 20 µm dans les régions antérieures et dorsales des ganglions cérébropleuraux et viscéraux. Non décelées dans les ganglions pédieux.	Rôle physiologique inconnu.
<u>Anomia ehippium</u> (256)	Cellules unipolaires, ovales ou arrondies, de moins de 20 µm dans les régions antérieures et dorsales des ganglions cérébropleuraux et viscéraux.	Aucune donnée sur leur fonction.
Ordre des Pholadomyidés		
<u>Pandora inaequalis</u> (256)	Cellules neurosécrétrices ovales ou arrondies, de moins de 20 µm dans la région rostrale et dorsale des ganglions cérébropleuraux et viscéraux. Absentes des ganglions pédieux.	Aucune donnée sur leur fonction.
Ordre des Astartidés		
<u>Donax vittatus</u> (256)	Cellules neurosécrétrices inférieures à 20 µm, ovales ou arrondies dans les régions antérieures et dorsales des ganglions cérébropleuraux et viscéraux. Absentes des ganglions pédieux.	Aucune donnée sur leur fonction.
<u>Donax trunculus</u> (155)	Cellules unipolaires, ovales ou arrondies, inférieures à 20 µm dans les régions rostrales, dorsales et latérales des ganglions cérébropleuraux et viscéraux.	Baisse saisonnière de l'activité sécrétrice, en relation avec le cycle sexuel.
Ordre des Veneridés		
<u>Tellina crassa</u> , <u>Mactra corallina</u> , <u>Cardium tuberculatum</u> , <u>Cardium edule</u> , <u>Cardium crassum</u> , <u>Tapes decussatus</u> , <u>Tapes pullastra</u> , <u>Tapes aureus</u> , <u>Venus verrucosa</u> , <u>Venus ovata</u> (256)	Cellules neurosécrétrices présentes dans les régions dorsales des ganglions cérébropleuraux et viscéraux. Unipolaires, ovales ou arrondies. Taille inférieure à 20 µm. Pas d'éléments neurosécréteurs dans les ganglions pédieux.	Aucune donnée sur leur fonction.

Tableau 7 : (suite)

Espèce, auteur	Présence, localisation et brève caractérisation des éléments neurosécréteurs dans les ganglions.	Fonction
<u>Paphia laterisulca</u> (432, 433)	Cellules neurosécrétrices présentes dans la région dorsale des ganglions cérébropleuraux, viscéraux et pédieux. Deux types cellulaires : cellules de type I unipolaires, irrégulières, atteignant jusqu'à 50 µm et contenant des granules Gomori-positifs, colorés en rouge par le Mallory, et des vacuoles. Cellules de type 2 unipolaires, de 12 à 16 µm, avec des granules petits, Gomori-positifs, se colorant en bleu foncé au Mallory.	Baisse saisonnière de l'activité sécrétrice des cellules de type I en relation avec la diminution de l'indice gonadique. L'ablation des ganglions cérébropleuraux entraîne une émission des produits sexuels chez 95% des animaux. Les ganglions viscéraux ne présentent pas d'influence sur le frai.
<u>Martesia striata</u> (431)	Deux types cellulaires dans les ganglions cérébropleuraux et viscéraux, un seul dans les ganglions pédieux, définis par leurs tailles et leurs affinités aux colorants. Le type I de tous les ganglions est de forme irrégulière, d'une taille comprise entre 18 et 23 µm. Le matériel Gomori-positif se colore en rouge au Mallory. Le type II ne se trouve que dans les ganglions viscéraux et pédieux. La taille varie de 12 à 19 µm. Les inclusions Gomori-positives sont très finement granuleuses. Ces cellules sont vacuolisées.	Signification physiologique de ces éléments neurosécréteurs inconnue.
<u>Diplothyra smithii</u> (429)	Présence d'éléments neurosécréteurs dans tous les ganglions. Leur situation dans la couche corticale n'a pas été précisée. Deux types cellulaires. Type I : cellules de 18 à 22 µm, contenant de très petits granules Gomori-positifs, colorés en rouge au Mallory. Type II : cellules unipolaires, ovales, atteignant 18 µm, contenant de petits granules Gomori-positifs bleu foncé au Mallory, et des vacuoles.	Aucune donnée sur leur fonction.
<u>Teredo navalis</u> <u>Teredo pedicellata</u> <u>Teredo utriculus</u> (258)	Situés dans les ganglions cérébropleuraux, les éléments neurosécréteurs s'étendent du bord antérieur au 1/3 de la partie postérieure. Cellules unipolaires, arrondies, d'environ 25 µm. Présentes dans toutes les zones de la couche corticale dans les ganglions viscéraux : cellules unipolaires, arrondies, ne dépassant pas 20 µm. Pas de cellules neurosécrétrices observées dans les très petits ganglions pédieux.	Rôle physiologique non étudié.

Tableau 7 : (Fin)

Espèce, auteur	Présence, localisation et brève caractérisation des éléments neurosécréteurs dans les ganglions.	Fonction.
<u>Spisula solidissima</u> (421, 423)	Cellules neurosécrétrices décrites dans tous les ganglions. Les ganglions cérébropleuraux et viscéraux ont des cellules de type I et II, les pédieux du seul type I. Les cellules de type I se trouvent dans les régions dorsales et latérales. Elles sont unipolaires, mesurent jusqu'à 40 µm et contiennent des inclusions colorées en bleu sombre par le Gomori, en rouge par le Mallory et en jaune par l'azan. La situation des cellules de type II dans la zone corticale n'est pas précisée. Leur taille atteint 25 µm. Elles contiennent de petites vacuoles et des inclusions colorées en bleu clair par l'azan et en rouge par le Mallory.	Rôle physiologique non étudié.

Tableau 8 : Variations du volume des cellules, noyaux et nucléoles dans les ganglions cérébropleuraux de la moule (femelle) de Gray aux différentes phases du cycle de sécrétion (en μm^3).

Phase du cycle de sécrétion	Cellule		Noyau		Nucléole	
	M \pm m	r	M \pm m	r	M \pm m	r
Etat de repos relatif	1183 \pm 17	—	105 \pm 2	—	4,3 \pm 0,1	—
Activité de synthèse :						
- synthèse avec prédominance du dépôt de matériel sécrété.	1556 \pm 50	>0,001	123 \pm 4	>0,001	5,8 \pm 0,2	>0,001
- synthèse avec équilibre de la libération du matériel sécrété.	1874 \pm 38	>0,001	208 \pm 3	>0,001	8,3 \pm 0,2	>0,001
- synthèse avec prédominance de la libération du matériel sécrété.	1841 \pm 51	>0,001	168 \pm 4	>0,001	7,4 \pm 0,3	>0,001

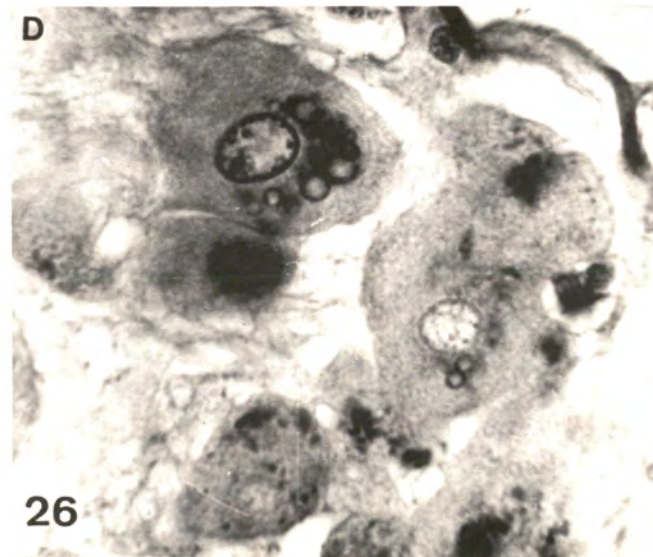
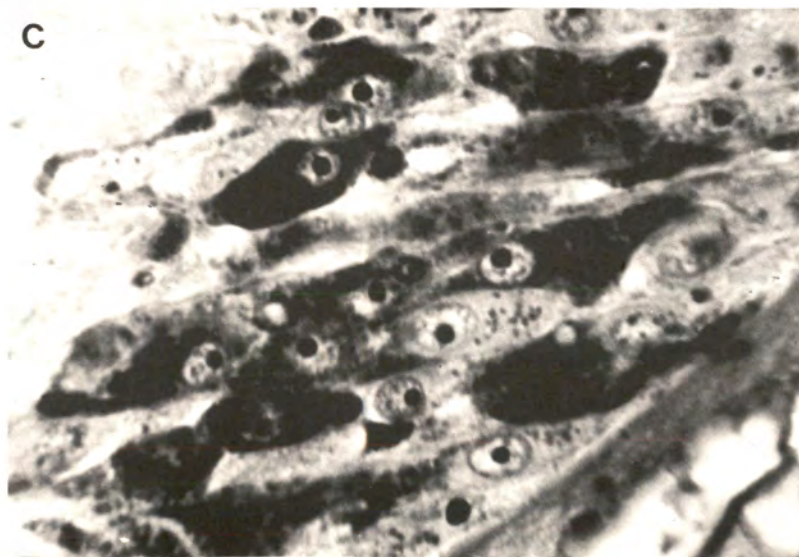
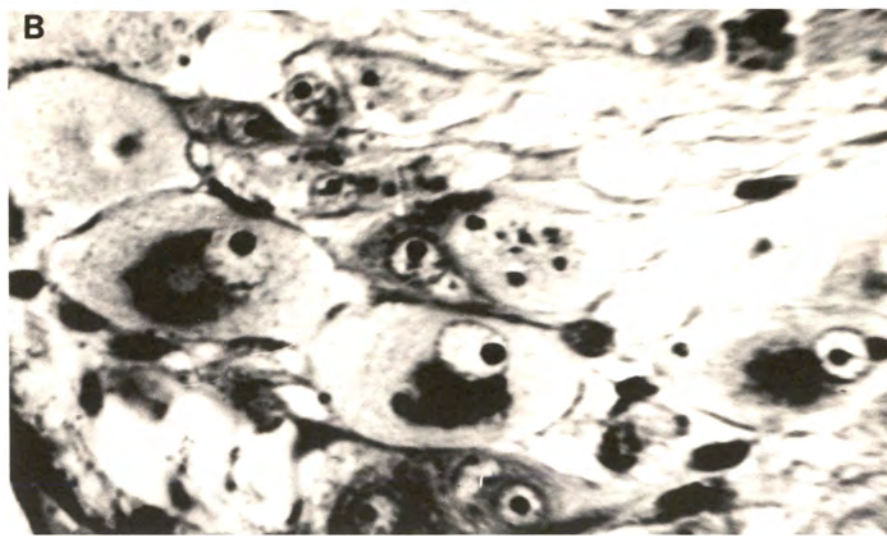
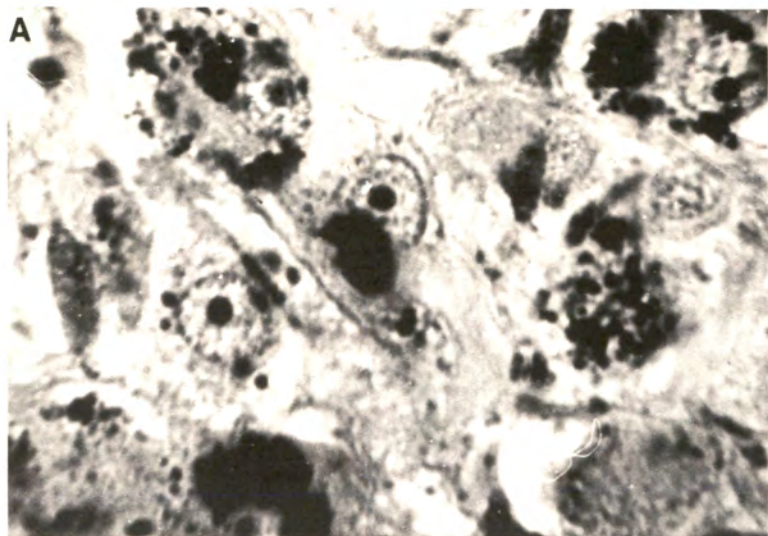


Fig. 26 : Neurones à différents stades du cycle de sécrétion.
A - Début de la sécrétion ; B - Inclusions Gomori-positives dans le cytoplasme périnucléaire ;
C - Cytoplasme uniformément rempli par ces inclusions ; D - Neurones au stade de l'évacuation
du matériel sécrété : apparition de grosses vacuoles.
Fuchsine paraldéhyde et contre-coloration à l'azan de Heidenhain (x1200).

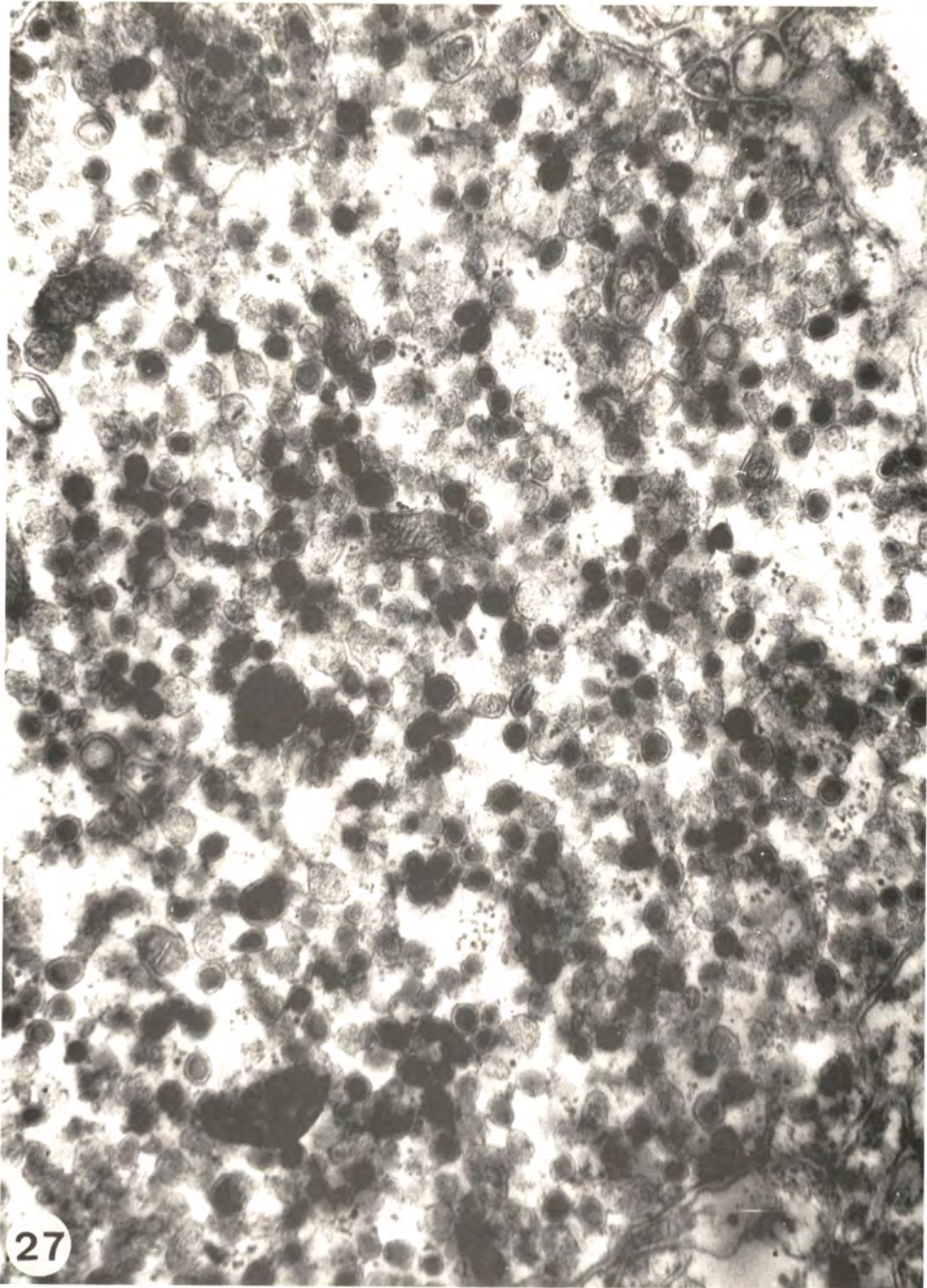


Fig. 27 : Vue partielle du cytoplasme d'un neurone du ganglion cérébro-pleural de la moule de Gray avec granules peptidergiques, denses aux électrons (x25 000)

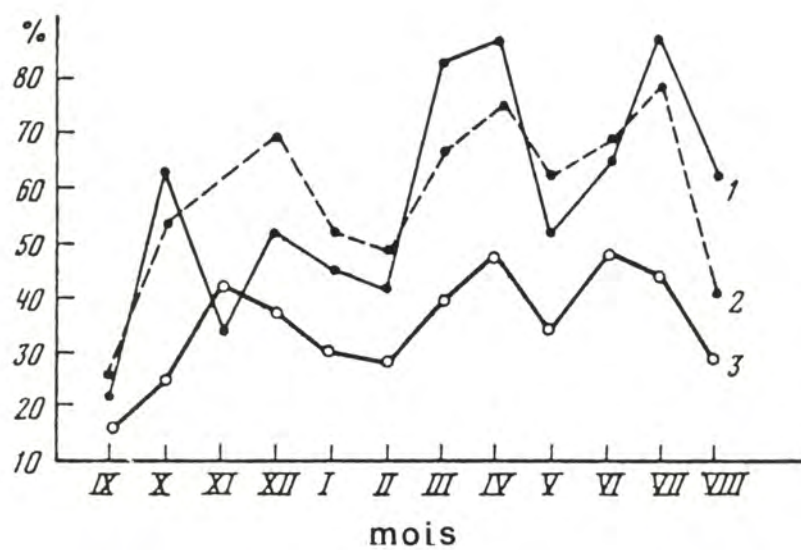


Figure 28 : Variations de la proportion de neurones sécréteurs actifs (en %) dans les ganglions de la moule de Gray femelle au cours de l'année. 1 - Ganglions cérébropleuraux ; 2 - Ganglions viscéraux ; 3 - Ganglions pédieux.

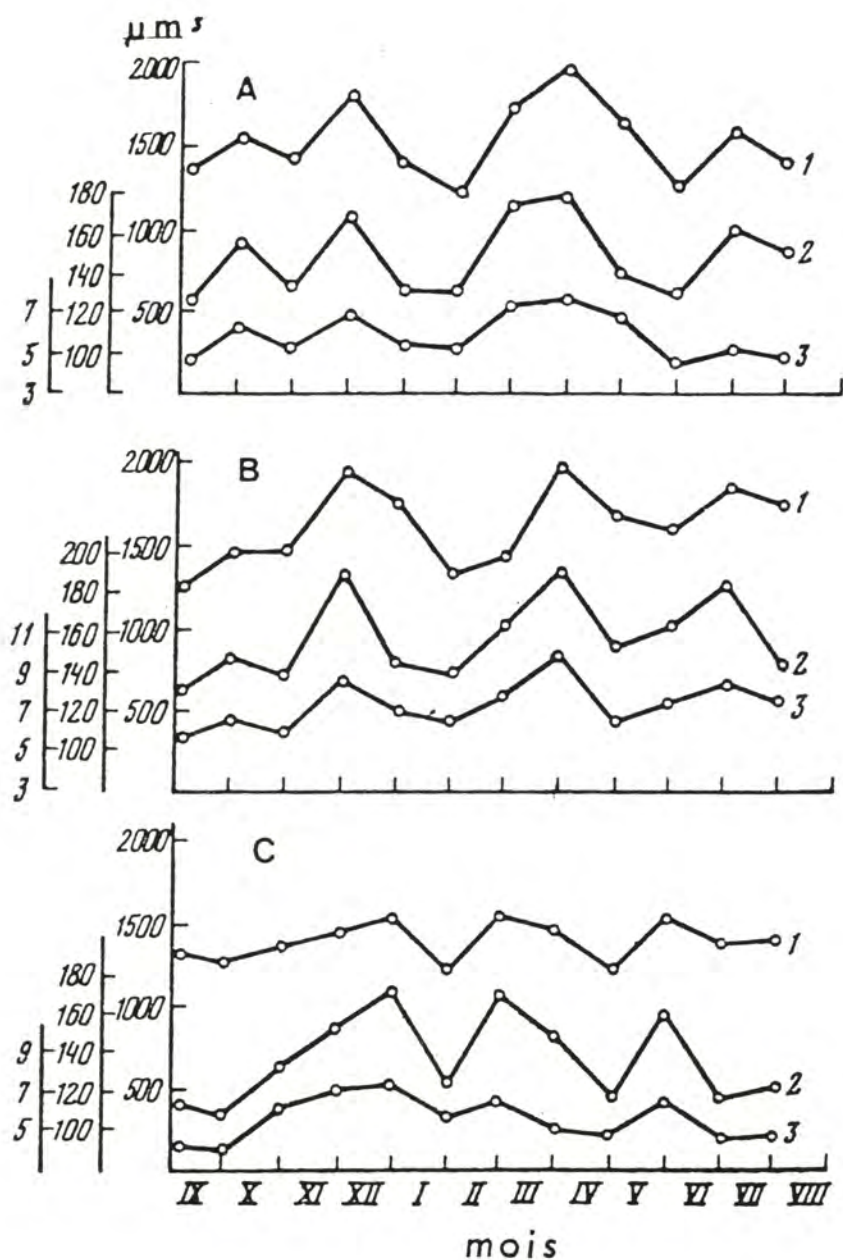


Figure 29 : Variations du volume des cellules nerveuses (1), des noyaux (2) et des nucléoles (3) dans les ganglions de la moule de Gray femelle au cours de l'année.

A - Ganglions cérébropleuraux ; B - Ganglions viscéraux ; C - Ganglions pédieux ; en ordonnées, de droite à gauche : volume des cellules, des noyaux des nucléoles (en μm^3).

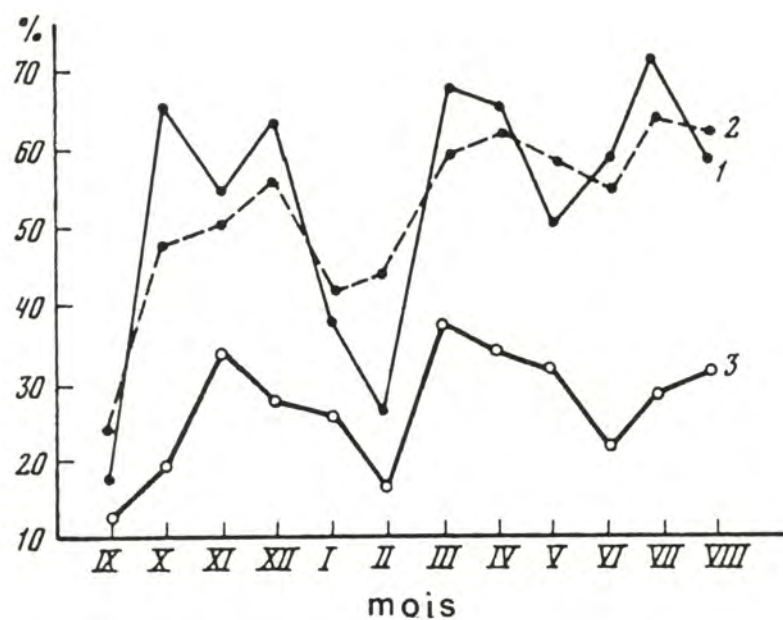


Figure 30 : Variations de la proportion de neurones sécréteurs actifs (en %) dans les ganglions de la moule de Gray mâle au cours de l'année.
 I - Ganglions cérébropleuraux ; II - Ganglions viscéraux ; III - Ganglions pédieux.

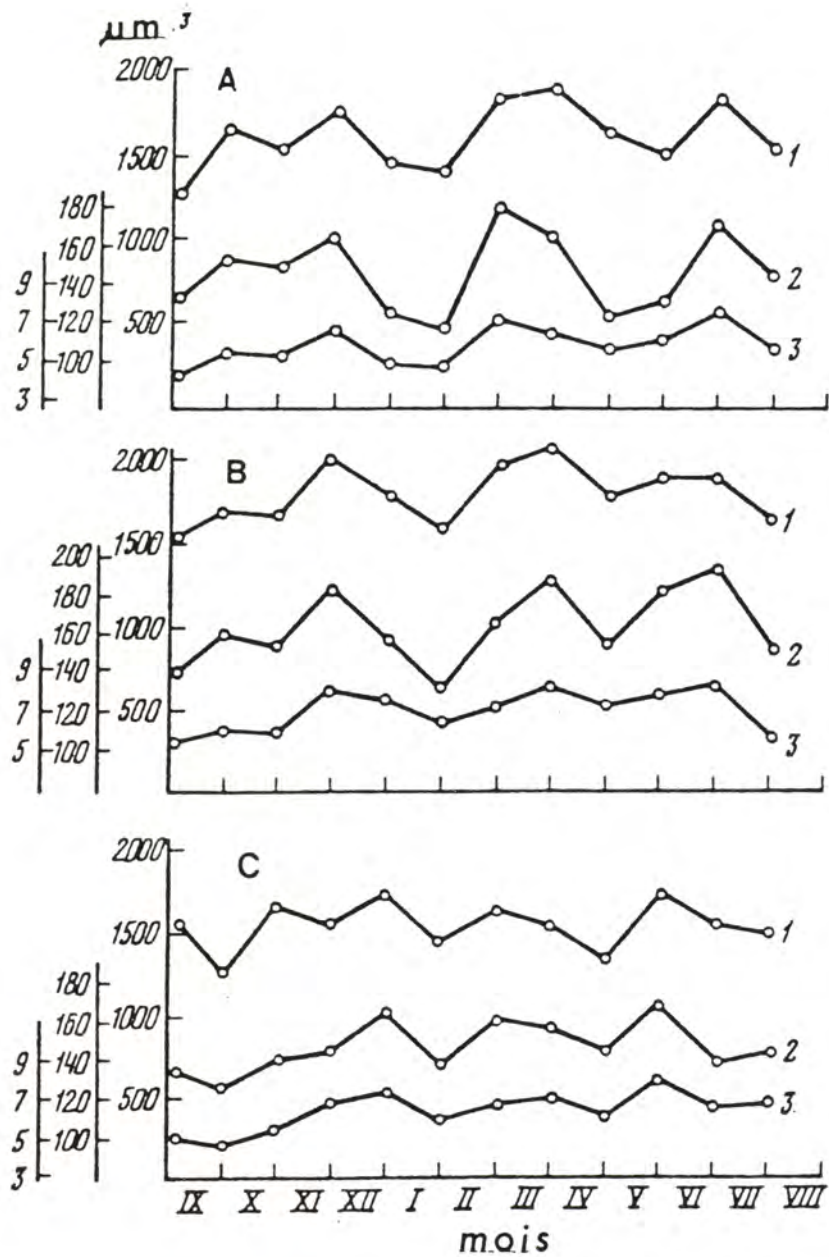


Figure 31 : Variations du volume des cellules nerveuses (1), des noyaux (2) et des nucléoles (3) dans les ganglions de la moule de Gray mâle au cours de l'année.

A - Ganglions cérébropleuraux ; B - Ganglions viscéraux ; C - Ganglions pédieux ; en ordonnées, de droite à gauche : volume des cellules, des noyaux des nucléoles (en μm^3).

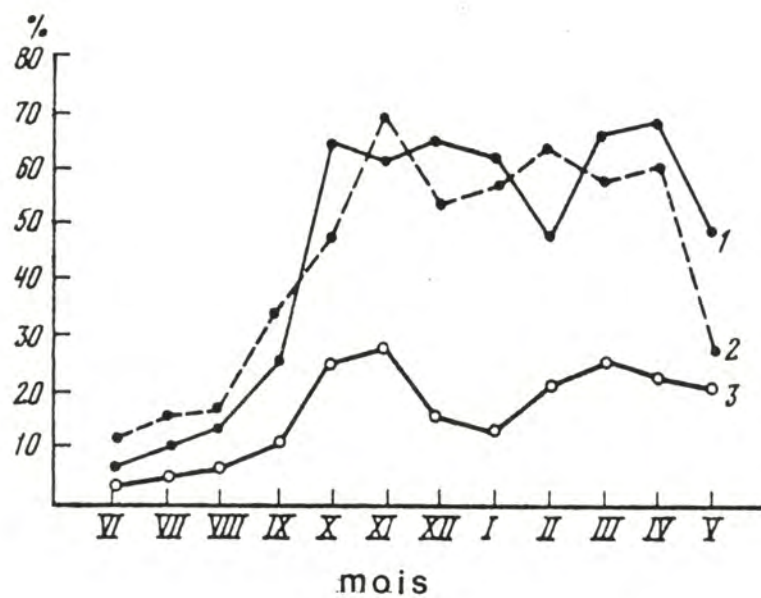


Figure 32 : Variations de la proportion de neurones sécréteurs actifs (en %) dans les ganglions du pecten de Yesso femelle, au cours de l'année.
 I - Ganglions cérébropleuraux ; II - Ganglions viscéraux ; III - Ganglions pédieux.

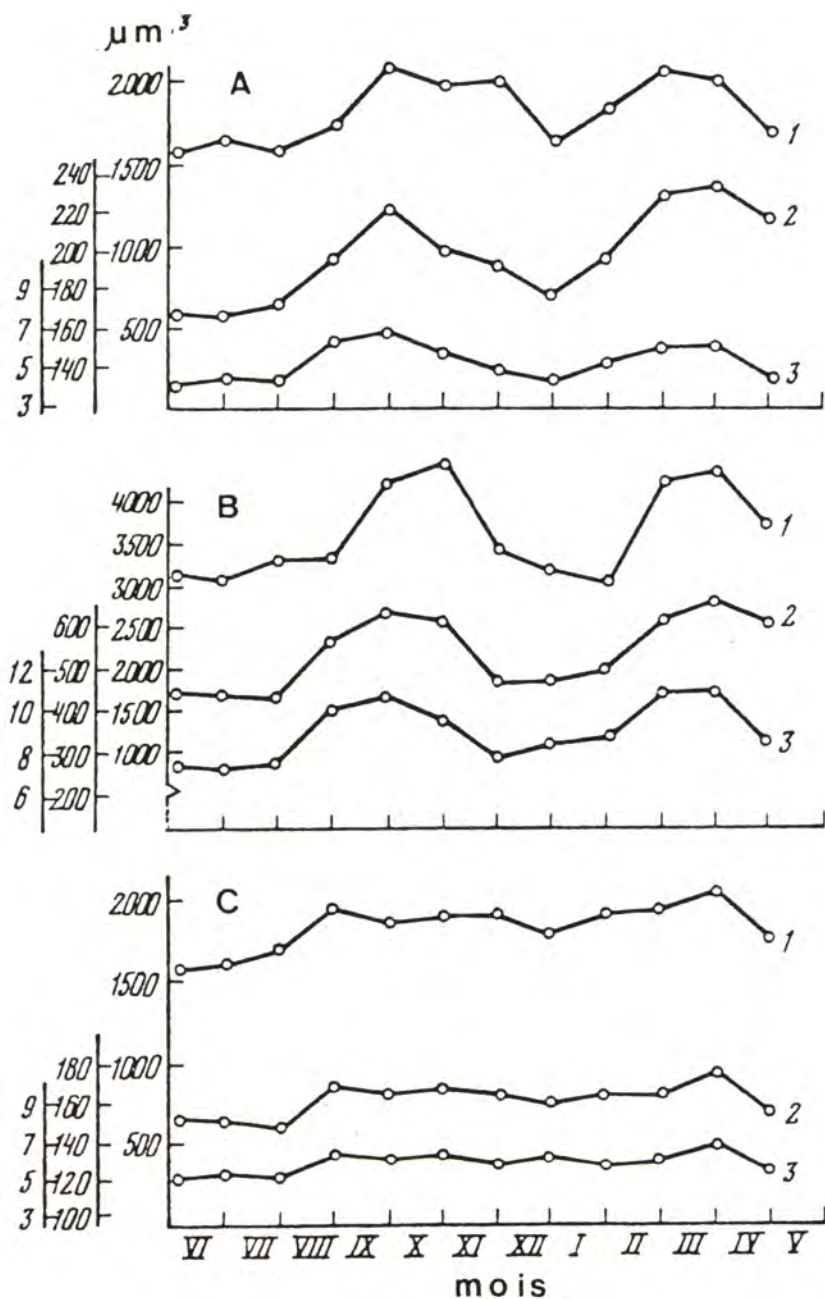


Figure 33 : Variations du volume des cellules nerveuses (1), des noyaux (2) et nucléoles (3) dans les ganglions du pecten de Yesso femelle au cours de l'année.

A - Ganglions cérébropleuraux ; B - Ganglions viscéraux ; C - Ganglions pédieux ; en ordonnées, de droite à gauche : volume des cellules, des noyaux des nucléoles (en μm^3).

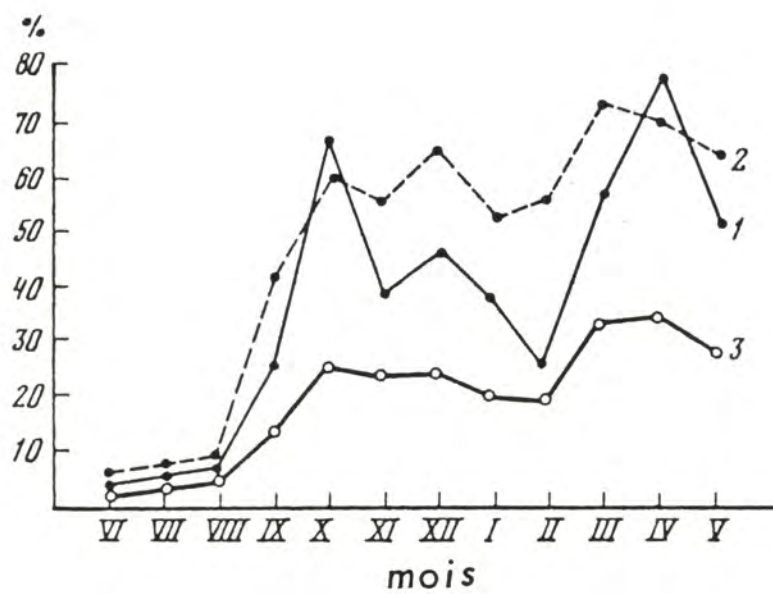


Figure 34 : Variations de la proportion de neurones sécréteurs actifs (en %) dans les ganglions du pecten de Yesso mâle au cours de l'année.

I - Ganglions cérébropleuraux ; II - Ganglions viscéraux ; III - Ganglions pédieux.

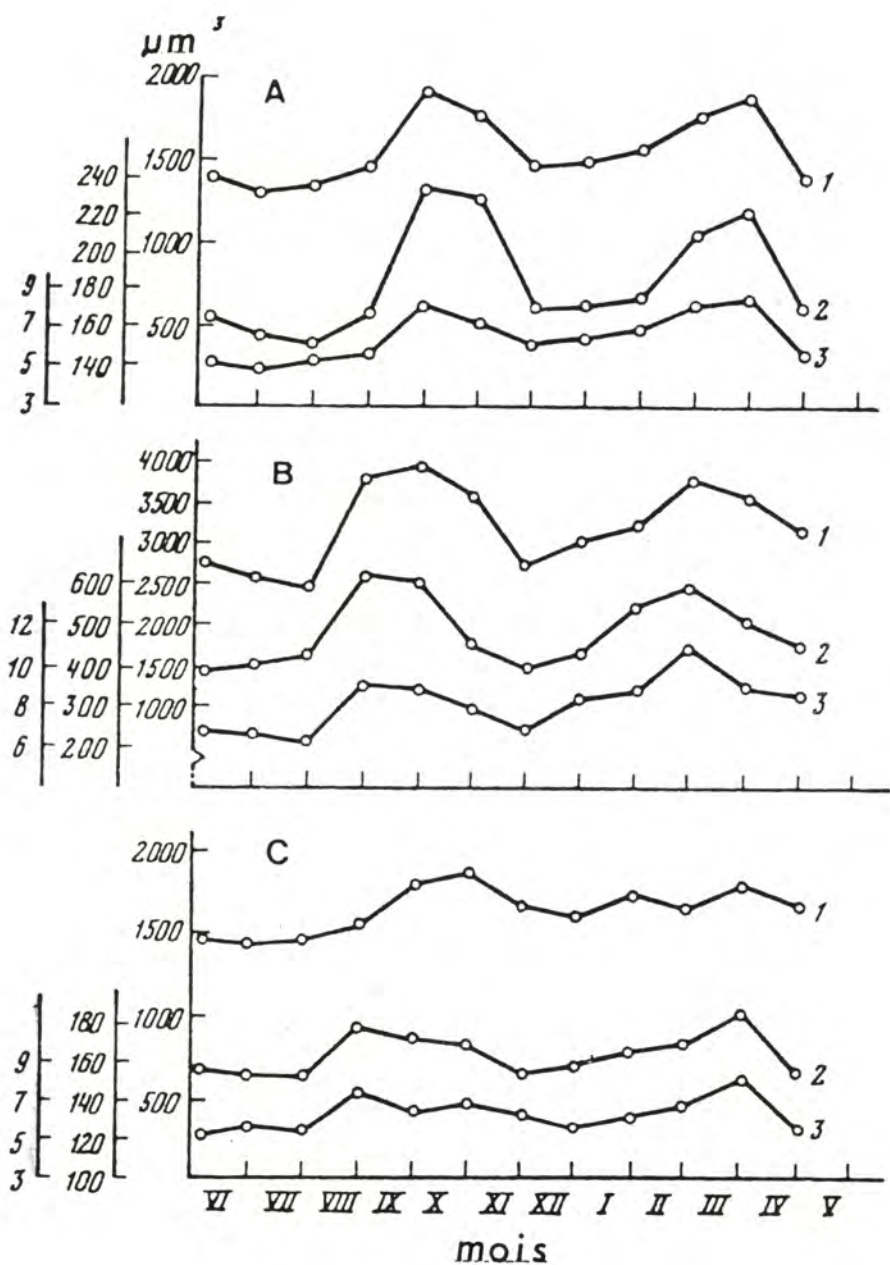


Figure 35 : Variations du volume des cellules nerveuses (1), des noyaux (2) et des nucléoles (3) dans les ganglions du pecten de Yesso mâle au cours de l'année.

A - Ganglions cérébropleuraux ; B - Ganglions viscéraux ; C - Ganglions pédieux ; en ordonnées, de droite à gauche : volume des cellules, des noyaux des nucléoles (en μm^3).

CHAPITRE 3

MORPHOLOGIE DE LA PAROI DE LA GONADE

Dans l'étude de la gamétogénèse, une très grande attention a été accordée aux processus qui concernent les cellules sexuelles alors que les causes qui conditionnent leur croissance ont éveillé moins d'intérêt. Cependant, la solution du problème de la progénèse * chez les Mollusques Bivalves passe nécessairement par la connaissance complète des mécanismes de régulation de l'ovogénèse et de la spermatogénèse. Dans ceux-ci, un rôle capital est dévolu à la gonade, à ses différents tissus et structures cellulaires. Examinons donc sous un angle très général les processus que la paroi de la glande sexuelle est capable, selon toute vraisemblance d'assurer.

Chaque cycle de reproduction commence par la multiplication des cellules sexuelles et la gonade semble faite de leur accumulation. Leur prolifération dépend de nombreux facteurs parmi lesquels des facteurs gonadiques. A chaque cycle, la glande sexuelle contrôle un certain nombre de cellules évoluant en gamètes, c'est dire que sa capacité comporte des limites.

La période très longue de développement de l'ovocyte, liée à sa croissance, nécessite un apport optimal de substances trophiques de l'extérieur. C'est le système circulatoire de la paroi de la gonade, qui assure ce transport. En véhiculant les produits du métabolisme, il maintient constant le milieu trophique pour les cellules germinales en croissance.

Les cellules musculaires forment avec les fibres conjonctives un seul et même organe musculo-tendineux dont le tonus stimule la gamétogénèse et dont la contraction joue un rôle décisif dans le processus d'expulsion des produits génitaux dans le milieu extérieur. De plus, les contractions alternatives de petits groupes de myocytes sont la base même de la circulation de l'hémolymphe dans des vaisseaux dépourvus d'éléments contractiles propres. Le système nerveux de la paroi de la gonade régularise, dirige et coordonne la gonadogénèse grâce à ses neurohormones et neurotransmetteurs.

* Note du traducteur : progénèse ou néoténie.

On peut se former une idée concrète de ces phénomènes et, somme toute, assez complète dans leur ensemble, en étudiant l'organisation histologique de la paroi de la gonade, la structure des éléments qui assurent la motricité et la sensibilité de la glande.

1. HISTOLOGIE ET ULTRASTRUCTURE

On distingue trois parties dans la paroi de la gonade des Bivalves (moule de Gray et pecten de Yeso) : une couche superficielle, épithéliale, une enveloppe médiane, musculo-conjonctive et une zone interne germinale (38). L'épaisseur de la paroi varie de 80 à 250 μm : elle est plus grande chez le pecten que chez la moule et dépend aussi de la maturité de la gonade. Avant l'émission des gamètes, elle est minimale et c'est durant le repos sexuel qu'elle est la plus grande.

La couche superficielle de la gonade est formée d'une seule strate de cellules épithéliales, prismatiques, larges et de plusieurs types (Fig. 36). On distingue au moins trois types cellulaires dans la composition de cet épithélium : des cellules à microvillosités, des cellules ciliées, et des cellules intercalaires.

La surface apicale des cellules à microvillosités (Fig. 37) forme des microvilli de hauteur et de largeur différentes dont l'extrémité libre, renflée en forme de massue, contient un matériel dense aux électrons. La hauteur de ces cellules est de 30 à 35 μm , leur largeur ne dépasse pas 10 μm . Le noyau ovale est riche en chromatine, concentrée en grosses mottes. Le caryolemme est ondulé et forme de légères sinuosités et des creux peu profonds. La situation du noyau est indéterminée : il est tantôt à mi-hauteur de la cellule, tantôt refoulé à sa base. Le plasmolemme de la cellule, dans sa partie basale, suit les irrégularités de la membrane basale.

On peut voir, autour du noyau, les dictyosomes de l'appareil de Golgi qui se trouvent dans un état d'activité. Les canaux membranaires sont élargis avec des extrémités gonflées et sont tendus à leur base en formant un pli jusqu'à la partie pleine. De nombreuses petites vésicules qui se trouvent dans la zone du Golgi fusionnent en vacuoles plus grandes dans la partie apicale de la cellule. Des vésicules sécrétrices contenant une substance transparente, parfois dense, des lysosomes secondaires, des autophagosomes avec des restes de mitochondries, des corps myéliniques, des multivésiculosomes, apparaissent comme les structures essentielles du cytoplasme. Le réticulum endoplasmique est représenté par des vésicules minuscules à contours lisses et par des canalicules isolés portant des ribosomes fixés. Les mitochondries tubulaires sont disséminées par groupes et ont, le plus souvent, une matrice dense. Les tonofibrilles sont bien développées et particulièrement nombreuses à la base de la cellule.

L'exocytose paraît le phénomène le plus caractéristique des cellules à microvillosités. De nombreuses inclusions sécrétrices se rassemblent dans la partie apicale de la cellule, sous la membrane plasmique, et se déversent dans le milieu intercellulaire par de larges orifices. Il n'est pas exclu que l'appareil tonofibrillaire prenne part au transport des inclusions sécrétrices : ainsi, on observe ses éléments depuis la partie basale jusqu'à la partie apicale de la cellule.

L'ensemble de l'organisation ultrastructurale de la cellule

présente toutes les apparences d'une formation sécrétrice typique. Les recherches histochimiques vont dans le même sens. La majeure partie de la sécrétion est constituée de mucopolysaccharides neutres et d'une petite partie de mucopolysaccharides acides. La sécrétion s'étend à la surface de l'épithélium en formant une couche continue de 7 à 8 μm d'épaisseur où les différenciations apicales des cellules se trouvent engluées. Sachant que l'épithélium de la gonade est bordé par le milieu extérieur, on peut aisément comprendre que la sécrétion le protège de lésions éventuelles et d'une usure prématurée. Il est peu probable, cependant, que le rôle de la sécrétion se limite à cette fonction. En tenant compte du développement du système neurosensible de la gonade (21), on a de bonnes raisons de croire que les complexes mucopolysaccharides adsorbent des molécules de substances chimiques, dissoutes dans l'eau, et, de ce fait, participent à la perception de l'état du milieu ambiant.

La cellule ciliée constitue le second élément caractéristique de l'épithélium de la gonade. Chez les Bivalves, les épithéliums ciliés apparaissent comme une variété particulière de tissus, avec des fonctions de bordures. Ils recouvrent, en effet, non seulement la surface des gonades, mais tapissent aussi les conduits excréteurs, les branchies, l'estomac et l'intestin (47).

Les cils sont des structures hautement différenciées, portées par la surface cellulaire et hautes d'environ 4 à 6 μm . Ils sont recouverts d'une membrane plasmique et leur constituant primordial est le corpuscule basal dont la structure est comparable à celle du centriole. L'organisation générale des cils s'est révélée assez universelle pour des animaux différents (Fig. 38). Les microtubules constituent l'élément essentiel des cils : ils sont disposés symétriquement en 9 paires autour d'une paire centrale. Chimiquement, ils sont formés d'un complexe protéo-lipidique, dans lequel se trouvent des protéines capables de dissocier l'ATP, dont l'énergie sert à assurer leurs mouvements (478).

Le noyau de la cellule ciliée est basal et sa surface est irrégulière avec parfois de très profonds méandres. De grosses mottes de chromatine occupent une grande partie du caryoplasme. C'est pour cela que l'on qualifie ce noyau d'hyperchromatique dans les observations au microscope photonique. Un seul nucléole, dense aux électrons et au contour net, est situé au centre du noyau.

Parmi les organelles cytoplasmiques, il faut accorder une attention toute particulière au système tonofibrillaire. Le réseau de fibrilles est particulièrement touffu à la base de la cellule et les faisceaux se propagent dans tout le cytoplasme, en contournant le noyau, jusqu'à la surface apicale. A la différence des cellules à microvillosités, les cellules ciliées ne montrent pas de capacités sécrétrices importantes et ne produisent que des polysaccharides. La hauteur de ces cellules est comparable à celle des cellules à microvillosités, mais elles sont deux fois plus étroites à la base (5-6 μm) qu'au sommet.

La troisième catégorie cellulaire est représentée par les cellules intercalaires, hautes de 12 à 16 μm , qui s'insèrent sur la membrane basale par une base élargie, tandis que leur sommet, de forme conique, arrive à mi-hauteur de la couche épithéliale. Le noyau est situé dans la partie apicale et se trouve ainsi au niveau de celui des cellules ciliées. Sa forme est une réplique de celle de la cellule. Le caryoplasme est transparent, la masse principale de la chromatine étant répartie le long

du nucléole. Le cytoplasme est pauvre en organelles et il n'y a pas de granules de sécrétion. Le système tonofibrillaire est également faiblement développé.

Sachant que l'épithélium de la gonade est directement en contact avec le milieu externe, on peut prévoir qu'il possède de grandes capacités de régulation physiologique. On peut, dans ce cas, classer les cellules intercalaires parmi les éléments cambiaux peu différenciés, comme ce fut démontré chez les Mammifères pour des cellules relativement comparables dans l'épithélium multisérié et vibratile des voies respiratoires (179).

Malgré leurs différences, toutes ces cellules ont un organelle commun : l'appareil tonofibrillaire, ce qui met l'accent sur le pouvoir protecteur de cette couche épithéliale et sur la capacité de résistance à la pression de ce système de soutien interne, lorsque les animaux vivent en profondeur.

Cette lame épithéliale multisériée repose sur une membrane basale, nettement marquée, épaisse de 1 à 2 μm . En ultrastructure, on s'aperçoit qu'elle est formée d'une substance amorphe et de fibres très fines, complètement prises dans la base des cellules épithéliales. Leur réseau devient plus lâche et leurs limites plus irrégulières dans la zone de passage de la membrane au tissu conjonctif.

L'enveloppe intermédiaire musculo-conjonctive a une épaisseur de 40 à 200 μm . On peut y distinguer successivement à partir de la membrane basale, une mince couche de tissu conjonctif où domine de la matière intersticielle, une couche musculaire et enfin une couche vascularisée avec des extrémités de microcapillaires contiguës à la membrane basale de la zone germinale. La couche vascularisée se conserve mal lors de l'imprégnation à la paraffine, en raison de l'abondance des lacunes et des larges espaces intercellulaires où circule l'hémolymphe. Il se produit alors une exfoliation de la paroi de la gonade à l'endroit où elle est limitée par la membrane basale de la zone germinale.

La description de la couche musculaire mérite qu'on s'y arrête : elle contient, en plus des myocytes, des fibroblastes et une matière intercellulaire bien développée où figurent d'abondantes formations fibrillaires. Les principaux éléments de la couche musculaire, les myocytes, sont assemblés en faisceaux longitudinaux, transversaux et plus rarement obliques. La forme des cellules musculaires est généralement fuselée avec des extrémités qui s'amenuisent insensiblement jusqu'à leur disparition. Leur taille n'est pas constante et dépend du degré de maturité de la gonade. Elles atteignent leurs plus grandes dimensions avant l'émission des gamètes. La dimension transversale moyenne du myocyte dans sa partie renflée la plus large ne dépasse pas 1,5 - 5 μm et sa longueur varie entre 30 et 120 μm .

Le noyau du myocyte se trouve, en général, au milieu de la cellule, mais on rencontre des cellules asymétriques où le noyau se trouve dans une situation marginale et où le cytoplasme est refoulé d'un seul côté (Fig. 39). Suivant le sens de la coupe et l'état fonctionnel de la cellule fixée (contraction ou élongation), le noyau paraît rond, ovale, allongé, en forme de baguette ou encore anguleux. On observe souvent de nombreux dépôts à la surface du noyau. La plus grande partie de la chromatine est concentrée sous l'enveloppe nucléaire et seule une petite partie est disséminée irrégulièrement dans le caryoplasme, sous forme de mottes de tailles inégales.

Tous les organelles habituels sont présents et concentrés principalement dans la zone périnucléaire. L'ergatoplasme est bien développé : les membranes des canaux, allongés et assez larges, portent de nombreux ribosomes fixés. Les éléments du réticulum granulaire sont refoulés vers le noyau, près du caryolemme dont la surface interne est doublée de chromatine dense aux électrons. Parfois, on voit les canaux avec leurs ribosomes se poursuivre sans interruption de la zone périnucléaire jusqu'à la zone cytoplasmique occupée par les myofibrilles. La présence dans le cytoplasme du myocyte de cet ergatoplasme développé témoigne de ses capacités à élaborer du matériel protéique exportable. Les observations sur des organismes vivants et sur des cultures de tissus ont montré que les myocytes viscéraux, ainsi que les fibroblastes, produisaient non seulement de la matière amorphe, mais aussi les fibrilles extracellulaires (466).

Les myocytes des Mollusques, comme ceux des Echinodermes, entre autres, sont pauvres en mitochondries (11, 12, 220). Ces organelles indispensables à la vie de la cellule, se concentrent dans la région du noyau. On en rencontre, parfois, des exemplaires isolés à sa périphérie, dépourvue de myofibrilles.

Le constituant métaplasme spécifique du myocyte est la myofibrille dont l'épaisseur n'est pas constante d'une cellule à l'autre et varie de 3 à 5 nm (Fig. 40). Le nombre de myofibrilles n'est pas élevé chez les Mollusques, à l'inverse de ce que l'on observe pour les muscles viscéraux des Vertébrés : elles sont clairsemées, parfois réunies en faisceaux, et ressemblent sur des coupes transversales aux champs de Cohnheim, caractéristiques des fibres musculaires striées des mammifères. Les myofibrilles se concentrent surtout au centre de la cellule dont la périphérie se trouve ainsi, soit entièrement dépourvue, soit pourvue seulement d'un nombre insignifiant de fibrilles sur sa bordure. Suivant la longueur de la fibre musculaire, les myofibrilles peuvent former un certain angle avec l'axe principal (404).

La présence d'une striation et la nette différenciation en sarcomères est une propriété caractéristique des myofibrilles des cellules musculaires de la gonade. Les télogrammes ne se disposent pas rigoureusement dans le sens transversal, mais sous un certain angle par rapport à l'axe longitudinal des myofibrilles. Bref, il y a dans la paroi de la gonade du pecten et de la moule, une musculature viscérale striée obliquement avec une organisation sarcolemmique de myofibrilles, ce qui ne semble pas surprenant pour des Protostomes : bien au contraire, l'unité de structure des myocytes des organes internes se trouve confirmée chez ces animaux (492-516).

En comparant avec les cellules musculaires lisses des Mammifères (479), on est étonné de la faible activité pinocytotique des myocytes de la gonade des Mollusques. Des invaginations pinocytotiques de la membrane plasmique apparaissent très rarement, de même que des vésicules de pinocytose submembranaires. Il est évident que d'autres mécanismes jouent un grand rôle dans l'approvisionnement trophique de la cellule, par exemple, le transport physico-chimique actif et passif du liquide intercellulaire contenant en dissolution des substances nutritives.

Une zone étroite de matière dense aux électrons est collée contre le plasmalemma, à l'extérieur du myocyte, le revêtement basal. Des glycoprotéines et des polysaccharides entrent dans sa composition. Ce

complexe est désigné sous le nom de glycocalyx. D'après certaines données (326), il semble que ce soit la cellule musculaire elle-même qui lui donne naissance. Toute une série de propriétés de la cellule dépend de l'état physique et chimique de ce revêtement : pH, charge électrique, perméabilité, activité enzymatique (165, 535). La glycocalyx prend une part active dans les processus de relation entre les myocytes (300).

Les cellules musculaires de la gonade sont séparées les unes des autres par des intervalles assez larges, occupés par des fibres intercellulaires et une matière amorphe. Et cependant, les myocytes forment, sans aucun doute possible, une seule masse musculaire dans laquelle les relations fonctionnelles s'opèrent par contacts intermusculaires grâce aux membranes plasmiques contiguës ou aux prolongements cytoplasmiques. Les membranes des myocytes voisins se rapprochent l'une de l'autre par formation de jonctions denses et par endroits leurs feuilletts superficiels fusionnent. Il y a actuellement une opinion couramment répandue qui veut que des potentiels d'action puissent se communiquer d'une cellule à l'autre (111, 165) au travers de secteurs très étroits du contact membranaire, les nexus (227).

Les relations avec les fibres intercellulaires ne sont pas moins importantes pour le fonctionnement effectif des cellules musculaires. Les relations se font par : a) l'invagination profonde des fibrilles dans le corps cellulaire sans atteinte à l'intégrité de la membrane plasmique ; b) la pénétration de processus cellulaires cytoplasmiques dans le faisceau de fibrilles. Il se produit dans ce cas une fusion des fibres intercellulaires et de la membrane sous forme d'une lame tendineuse dense, d'épaisseur et de longueur variées (Fig. 41). Des formations comparables se forment assez souvent entre les fibres intercellulaires et les myocytes en l'absence d'invaginations. L'existence de liens solides entre les fibres intercellulaires et les myocytes permet donc de dire qu'il y a formation dans la paroi de la gonade d'un organe unique musculo-tendineux.

L'unité cellulaire suivante, largement représentée dans la paroi de la gonade est le fibroblaste. Cette cellule de 25 à 30 μm est de forme anguleuse ou fuselée. Son gros noyau est polymorphe. Il peut être arqué, lobulé, avec des processus, sphérique ou allongé.

On rencontre, dans la gonade, des fibroblastes à différentes étapes de croissance. Dans les jeunes cellules, le noyau est très peu hyperchromatique et sa forme est sphérique ou elliptique (Fig. 42). La structure de la chromatine est finement granuleuse avec des amas du côté interne de l'enveloppe nucléaire. Le volume cytoplasmique de la cellule dépasse de beaucoup celui du noyau et se montre extraordinairement riche en organelles. L'appareil de synthèse de la cellule est particulièrement bien développé. Les membranes de ses canaux et des vastes citernes portent sur toute leur surface des ribosomes fixés. Les mitochondries et les éléments du complexe lamellaire se trouvent essentiellement dans la zone périnucléaire, mais on peut en voir dans d'autres endroits du cytoplasme, y compris à la périphérie. Cette large extension de l'appareil de Golgi dans le péricaryon est liée au fait que le fibroblaste apparaît comme une cellule sécrétrice, capable de libérer une sécrétion en un point donné de sa surface (464).

Les micronites constituent encore un autre élément du cytoplasme du fibroblaste. Leur quantité augmente beaucoup dans les cellules adultes (136). On a relié récemment la fonction des fibrilles cytoplasmiques à la contractilité et à la motricité de la cellule. Cette hypothèse est basée

sur la présence dans les filaments du fibroblaste de protéines, l'actine et la myosine, ayant des fonctions spécifiquement contractiles (275). Lors de la différenciation des jeunes fibroblastes en myocytes, l'appareil de synthèse de la cellule produit sélectivement les protéines des myofibrilles. L'existence de cellules ayant une morphologie intermédiaire avec, d'un côté, des caractères structuraux propres au fibroblaste et de l'autre, des caractères propres au myocyte, confirme l'hypothèse selon laquelle la masse de cellules contractiles s'enrichit du fait de la spécialisation des fibroblastes.

Il est un autre type extrême de différenciation du fibroblaste : c'est une cellule deux fois plus petite avec un gros noyau lobulé, hyperchromatique, nanti d'un petit nucléole (Fig. 43). La chromatine se concentre en cordons denses aux électrons, traversant le noyau sur toute sa largeur. Il y a peu de cytoplasme et il entoure le noyau d'une bande étroite. Il contient du réticulum granulaire et un nombre limité d'autres organelles. Pour toutes ces raisons, on a été amené à conclure que ce type de cellule représente en lui-même un fibroblaste hautement différencié. Il y a entre le jeune fibroblaste et le fibroblaste âgé des éléments ayant une morphologie de transition. On peut les considérer comme les étapes de la différenciation d'une forme cellulaire déterminée.

L'activité spécifique des fibroblastes est la synthèse des mucopolysaccharides acides et du collagène (135, 136, 443, 533, 534). Il existe un lien physiologique étroit entre ces deux processus, grâce auquel, dans certaines cellules, c'est la production de polysaccharides qui domine, et dans d'autres, celle de la protéine.

Le changement de l'activité de synthèse dépend du niveau de différenciation du fibroblaste. Les cellules jeunes fabriquent essentiellement des mucopolysaccharides, tandis que les cellules adultes produisent la protéine fibrillaire (136). Le précurseur du collagène, le protocollagène, est synthétisé par les polyribosomes (polysomes) et s'hydroxyle dans les canaux du réticulum endoplasmique granulaire (443). La protéine fibrillaire se dépose dans l'espace intercellulaire sous forme de protocollagène (464). Mais une autre voie est possible. La protéine élaborée parvient des canaux du réseau granulaire aux membranes de l'appareil de Golgi où se forment des granules sécréteurs de procollagène (533). Ce dernier se transforme en tropocollagène dans l'espace intercellulaire et celui-ci se polymérise en protofibrilles de la fibre collagène (464, 465).

Les fibroblastes et les myocytes sont immergés dans la substance fondamentale et si intimement liés avec elle que leur cytoplasme se prolonge en fibres intercellulaires de manière ininterrompue. Dans la gonade de la moule et du pecten, les fibres n'ont pas la striation transversale caractéristique du collagène. Elles forment des faisceaux dans les trois directions : longitudinale, transversale et oblique. Dans les gonades de l'animal, après l'émission des gamètes, les faisceaux prennent une allure ondulée. Ils s'allongent et redeviennent droits lors d'une gamétogénèse active.

Chez les Bivalves, dans certains organes, en particulier dans la paroi des gros vaisseaux sanguins, on a trouvé des fibres élastiques. Les colorants spécifiques de l'élastine, utilisés sur des coupes de gonades, n'ont pas donné de résultats positifs. On n'a pas observé, non plus, d'équivalents ultrastructuraux possédant les caractères des fibres élastiques. Il n'en est pas moins embarrassant d'éliminer définitivement

de la paroi de la gonade l'existence de fibres ayant ces propriétés. Il se pourrait, en effet, qu'elles aient une structure atypique, des affinités spéciales vis à vis des colorants et que, dans la masse des fibrilles, elles aient échappé à l'observation.

La couche la plus profonde de la partie médiane de l'enveloppe renferme les terminaisons du réseau capillaire. On y rencontre des cellules musculaires isolées, des granulocytes dont le cytoplasme contient des granulations denses aux électrons, et des cellules avec un cytoplasme très vacuolisé (109). La zone germinale de la gonade commence par une membrane basale de faible épaisseur (0.3 - 0.5 μ m) sur laquelle reposent l'épithélium germinale, les cellules sexuelles et les cellules de soutien (cf. Chap. 5).

2. SYSTEME NERVEUX

La structure du système nerveux de la paroi de la gonade de la moule de Gray et du pecten de Yeso se révèle fort complexe et se présente comme un exemple assez démonstratif de l'organisation du système nerveux périphérique. Les deux maillons de ce système, effecteur et sensoriel, sont représentés par des formations morphologiques assez variées, en rapport, avant tout, avec l'innervation de l'enveloppe musculo-conjonctive. Le système bien développé de fibres d'origine centrale est complété par des cellules nerveuses locales, soit pariétales.

Des recherches histochimiques et ultrastructurales, menées en parallèle, ont conduit à une reconnaissance assez précise de la nature fonctionnelle des axones. Elles ont montré aussi leurs relations avec les effecteurs locaux et les formations vasculaires.

Nerfs et plexus nerveux

Les gonades des Bivalves sont innervées par des nerfs fins, issus des connectifs cérébropleuraux. Leur nombre n'est pas constant et leur topographie est variable (288, 376, 498). Avant de pénétrer dans la gonade, ces nerfs se ramifient en branches encore plus fines et se propagent séparément ou conjointement avec les vaisseaux hémolympatiques qui répètent leurs divisions. On peut, assez conventionnellement, séparer les nerfs pariétaux en nerfs vasculaires et tissulaires, avec un très large échange de fibres nerveuses. Il se forme aussi un plexus nerveux anatomique et fonctionnel, dans lequel on distingue trois régions : l'une, externe, sous-épithéliale, riche en récepteurs sensoriels ; la seconde médiane, très développée, musculo - conjonctive ; et la dernière, profonde, subgerminale, représentée par un nombre limité d'axones. Les nerfs les plus épais, de 12 à 30 μ m, sont caractéristiques de la couche moyenne. Entre eux se forme un réseau à larges mailles de fibres isolées et de troncs nerveux plus minces. Des ramifications se détachent des gros nerfs. Elles vont à la membrane basale de l'épithélium, cilié et multisérié. Puis, elles se disloquent en fibres au milieu du tissu conjonctif et forment un réseau nerveux clairsemé. Un second groupe de branches particulièrement fines et d'axones séparés prend alors naissance à partir de ces nerfs et se dirige vers la zone germinale où cette innervation s'achève sous la membrane basale des acini. Tout le système nerveux se trouve ainsi concentré dans l'enveloppe musculo-conjonctive de la gonade et nous n'avons pas observé d'éléments nerveux dans l'épithélium

lui même.

Cellules nerveuses

On a décrit dans divers organes des Bivalves, des cellules nerveuses locales. Ainsi, chez Mytilus edulis, des neurones uni- et multipolaires ont été observés dans le tissu conjonctif du muscle rétracteur antérieur du byssus (188, 271). Ces neurones ont un cytoplasme fortement osmiophile. Il y a aussi des neurones bipolaires dans le plexus nerveux sous-épithélial de l'intestin de l'anodonte et des neurones unipolaires dans la couche épithéliale. Ces deux types de neurones sont considérés comme sensoriels (25). On rencontre d'une manière assez constante, des cellules nerveuses dans le plexus des gonades du pecten de Yesso (21). Ce sont des éléments dont le corps cellulaire a un diamètre inférieur à 15 μm et dont le noyau sphérique est pauvre en chromatine. Du péricaryon se détachent un, deux ou plusieurs processus. Ces neurones, situés dans la couche sous-épithéliale de la gonade sont, le plus souvent, isolés ou réunis en groupe ne comportant pas plus de 3 cellules (Fig. 44).

On voit, en étudiant la gonade par la méthode de Falck, que le cytoplasme des neurones présente une fluorescence jaune-vert, caractéristique de la sérotonine. Il est difficile de dire si la totalité ou une partie seulement de ces neurones contient cette amine. Résoudre le problème de la fonction de ces neurones n'est pas chose simple. Chez les Protostomes, on a découvert de la sérotonine, non seulement dans des éléments effecteurs, mais aussi dans des éléments sensoriels. On peut, avec un maximum de certitude, attribuer un rôle sensoriel aux neurones bipolaires. D'après les observations, l'un des processus forme un récepteur arborescent dans la paroi de la gonade. Des recherches physiologiques sur les afférents du muscle adducteur antérieur d'Anodonta cygnea ont indiqué la présence de deux types de neurones sensoriels primaires dans les tissus, l'un d'adaptation rapide, l'autre d'adaptation lente (525). Bien que les méthodes morphologiques ne permettent pas d'établir ce genre de distinction, elles n'excluent pas la présence de cellules "protosensorielles" analogues dans la paroi de la gonade.

Chez les Invertébrés, les neurones périphériques locaux semblent sensoriels dans leur majorité (252, 542). Nous ne devons donc pas écarter complètement ce point de vue pour les cellules nerveuses de la gonade du pecten. Il est très vraisemblable qu'une partie des neurones uni- et multipolaires contenant de la sérotonine est effectrice.

Chez les Vertébrés, on a pu montrer, par des méthodes morphologiques et physiologiques, que les neurones intramuraux de tous les organes sont associés aux arcs réflexes locaux (88, 125). Si l'on prend en considération la présence de cellules sensorielles et effectrices, on a alors dans la paroi de la gonade la base morphologique d'arcs réflexes périphériques. On n'est pas, cependant, parvenu à mettre en évidence des relations entre les types fonctionnellement différents de neurones, c'est à dire que l'on n'a pas trouvé de structures comparables aux formations synaptiques. Bien que l'on manque de preuves, on ne doit pas nécessairement rejeter la possibilité de relations entre le système nerveux central ou local et les cellules pariétales.

Récepteurs nerveux

La mise en évidence de terminaisons réceptrices dans les organes

des Invertébrés est un problème difficile. On découvre assez rarement dans les vastes plexus nerveux, épais aussi, de la paroi de la gonade, des terminaisons qui soient caractéristiques des systèmes sensoriels. Dans certains cas, on parvient à montrer leur présence grâce à une coloration vitale au bleu de méthylène. Mais très souvent, on colore les terminaisons sensorielles par la méthode de Koelle pour l'ACH-e, avec une incubation de longue durée (8-20 h) sur préparation pelliculaire. L'étude de la paroi de la glande génitale a permis d'établir la structure complète des récepteurs, dans tous ses aspects, et l'innervation par ceux-ci d'éléments histologiques précis de la gonade, but atteint fort rarement lorsqu'il s'agit de mettre en évidence des terminaisons nerveuses sur coupes histologiques.

Le schéma de formation de tous les récepteurs est étonnamment simple : l'axone, en s'enfonçant dans la paroi de la gonade, commence à se diviser et donne une série de branches sur une étendue limitée ou plus vaste ; ces branches subissent, très souvent, ensuite, une division dichotomique. Il se forme ainsi des terminaisons arborescentes assez semblables, mais différant par leur nombre et la densité de dispersion de leurs branches terminales (Fig. 45, A,B).

On peut considérer comme récepteur élémentaire, la structure dans laquelle la fibre forme deux ou trois terminaisons s'achevant par des figures qui rappellent des moustaches. Ces récepteurs "moustachus" sont largement répandus chez les Mammifères, dans les tissus qui subissent d'importantes charges mécaniques (41). La complexité de formation des autres récepteurs dépend du nombre de ramifications et de la surface des endroits où elles sont émises. Plus la fibre se divise, plus épaisse est la terminaison et plus complexe son apparence.

La structure des récepteurs a paru plus variée en utilisant la coloration vitale au bleu de méthylène : les branches terminales sont épaissies et souvent renflées en raquettes (Fig. 46). Autrement dit, la structure des récepteurs est très différente de celle que l'on a observée par la méthode de Koelle, bien que la nature arborescente de la terminaison n'en diffère pas essentiellement. Deux hypothèses se présentent : ou bien le bleu de méthylène met en évidence d'autres récepteurs arborescents plus complexes, ou bien, sous l'effet d'une certaine toxicité, il modifie assez brutalement leurs terminaisons. Ce problème a été soulevé au temps de l'essor des techniques d'imprégnation, qui supplantèrent la coloration au bleu de méthylène dans l'arsenal des méthodes d'étude du système nerveux périphérique, à cause de son manque de spécificité vis à vis des structures qu'elle marquait. Il est toujours en suspens (68).

Les terminaisons sensorielles sont situées à la limite de l'enveloppe musculo-conjonctive de la gonade. Sachant que les myocytes et les fibres intercellulaires forment un même organe musculo - conjonctif, on doit considérer la plus grande partie des terminaisons sensorielles comme mécanoréceptrices. La tension de la paroi de la gonade semble le facteur d'excitation approprié de ces récepteurs (525).

On doit remarquer une certaine concentration de terminaisons sensorielles dans la couche sous-épithéliale de cette enveloppe qui va jusqu'à la membrane basale. Généralement, on observe des terminaisons peu ramifiées dans de nombreux secteurs : elles innervent des territoires importants. Etant donné que l'épithélium de la gonade est en contact avec le milieu extérieur, on peut raisonnablement supposer que les terminaisons

nerveuses sub-basales contrôlent la pression de l'eau qui, comme on le sait, joue un rôle important dans la régulation du frai. Il ne faut pas, de plus, considérer l'épithélium cilié, multisérié, comme une barrière absolument infranchissable. Il est avant tout perméable à l'eau, sélectivement. Celle-ci contient des substances dissoutes auxquelles les récepteurs qui sont sous la membrane basale peuvent être sensibles. Il en résulte que les terminaisons nerveuses de la gonade sont des récepteurs extéroceptifs et intéroceptifs, polyfonctionnels, agissant comme des systèmes mécano- et chémorécepteurs.

3. CARACTERES HISTOCHIMIQUES DES AXONES

L'hétérogénéité des cellules musculaires, en rapport avec leur gènèse chez les Mollusques, suppose une diversité des mécanismes médiateurs en vue de leur régulation nerveuse (120). Mais il y a encore peu de données effectives sur ce sujet. On manque surtout de renseignements sur la nature chimique des nerfs qui innervent le système musculaire de la gonade. Notons cependant qu'on a obtenu dans les dernières années des données détaillées sur l'innervation monoaminergique des organes sexuels des Gastéropodes (191, 192, 530) et sur l'innervation cholinergique des glandes génitales des Echinodermes (194, 369). Quant à l'identification histochimique des axones de la gonade chez les Bivalves, les renseignements sont encore limités aux seuls résultats du travail centré sur les fibres conductrices monoaminergiques et cholinergiques dans cet organe chez le pecten de Yeso (21).

On a déjà remarqué précédemment que la présence d'ACh-e dans l'axone, sans tenir compte des particularités de méthodologie avec laquelle l'enzyme est mise en évidence, ne donne pas un tableau complet des fonctions cholinergiques. Mais il n'existe pas encore d'autres tests histochimiques pour révéler ces fibres. L'enzyme de synthèse de l'acétylcholine, l'ACh-t, se trouve dans les axones sous une forme dissoute hautement active et passe entièrement dans le milieu d'incubation au cours de la procédure histochimique. C'est pourquoi, on ne peut appliquer la méthode de recherche de l'ACh-t au diagnostic des axones cholinergiques dans l'organe. En utilisant la seule méthode de Koelle, on a des points de repère pour différencier les neurones cholinergiques des neurones cholinocceptifs. En recherchant l'ACh-e, on a montré que l'activité de l'enzyme était de beaucoup plus élevée dans les cellules nerveuses motrices que dans les neurones sensitifs (237). En conséquence, il faut, pour mettre en évidence un véritable neurone cholinergique, une exposition courte du matériel dans le milieu d'incubation (de 1 h à 1 h 30).

L'examen de préparations pelliculaires de gonades de la moule de Gray et du pecten de Yeso a fourni des résultats totalement différents, selon que l'incubation était courte ou longue (6 - 20 h). Dans le premier cas, il apparait un réseau lâche d'axones moniformes, n'ayant pas les terminaisons caractéristiques des récepteurs. Ces axones, sûrement cholinergiques, sont disséminés au milieu des cellules musculaires de la gonade (Fig. 47). Dans le cas où les incubations sont prolongées, des récepteurs typiques apparaissent dans les préparations étudiées, le réseau de fibres se montre plus dense et l'on observe des faisceaux de fibres ou des fibres dans toutes les couches de la paroi musculo-conjonctive de la gonade. Les contrôles effectués avec de l'ésérine à la concentration de $5 \cdot 10^{-8}$ M et avec du di-isopropylfluophosphate à la même concentration

confirment la formation d'un dépôt dans les axones, à la suite d'une exposition courte, d'après la réaction de l'ACH-e et la réaction de la butyrylcholinestérase avec le substrat, à la suite d'une exposition prolongée.

La diversité des résultats assoit la théorie de l'innervation cholinergique de la paroi de la gonade de la moule et du pecten, mais celle-ci est moins importante que l'innervation monoaminergique par le nombre d'axones en jeu.

Le système monoaminergique apparaît sous l'aspect d'un réseau dense de fibres nerveuses dans la paroi de la gonade où il présente une luminescence jaune-vert pour une majorité de fibres et une luminescence verte pour un petit nombre d'entre-elles. Les contrôles effectués et les expériences avec de la réserpine sont probants et montrent que la luminescence est spécifique et dépend bien de la présence d'amines biogènes dans les cellules nerveuses. D'après le caractère de la luminescence, on peut conclure que la plus grande partie des fibres à luminescence jaune-vert contient de la sérotonine et que la partie la plus faible à fluorescence verte contient de la dopamine. La prédominance de l'innervation sérotoninergique chez les Bivalves n'est pas un privilège de la gonade. On a montré la même chose dans le muscle rétracteur antérieur du byssus de Mytilus galloprovincialis (273) et dans le muscle obturateur d' Anodonta cygnea (308). Un rôle décisif est joué par les nerfs sérotoninergiques dans le contrôle de l'activité de ces organes. D'après ces données, la fonction des muscles de la gonade est donc également contrôlée par le système sérotoninergique. Les variations saisonnières caractéristiques de la sérotonine, avec un taux maximal dans les ganglions en période de reproduction, chez Mytilus edulis, par exemple, sont liées à l'activité de la gonade au moment de l'émission des gamètes (496).

Il existe des différences de structure dans les nerfs monoaminergiques des pectens juvéniles et adultes (Fig. 48, A, B). Dans la gonade des juvéniles, le réseau d'axones monoaminergiques est grêle et les amines biogènes se concentrent aux noeuds de ce réseau. Chez les adultes, les axones forment des faisceaux épais avec une luminescence brillante. Les monoamines se déposent dans des mottes grossières, anguleuses que l'on peut voir sur toute l'étendue de la fibre nerveuse.

L'analyse histochimique faite sur le système des fibres conductrices de la gonade permet de conclure à la coexistence dans ce système de fibres cholinergiques et de fibres aminergiques. Parmi ces dernières, ce sont les fibres sérotoninergiques qui dominent, c'est à dire qu'une faible partie d'axones seulement contient de la dopamine. Dans l'innervation effectrice de la gonade, le poids spécifique le plus grand est celui du système monoaminergique. En tout cas, en rapport quantitatif, l'innervation cholinergique ne concerne qu'un petit nombre d'axones.

4. ULTRASTRUCTURE DU SYSTEME NERVEUX

Examinés à la lumière du microscope, les fibres nerveuses isolées et les faisceaux minces représentent, en fait, des complexes d'axones d'importance fonctionnelle différente, si l'on en juge par le caractère

des vésicules qu'ils contiennent (Fig. 49). Les faisceaux nerveux sont isolés du tissu conjonctif par une enveloppe gliale incomplète (271). Des processus de gliocytes pénètrent dans le faisceau. On en voit aussi autour d'axones isolés, mais ne les entourant jamais complètement. Les axones de 3 μm de diamètre (ou plus) sont isolés. Dans les axones épais, on voit généralement des filaments, microtubules et des mitochondries, plus fréquentes que dans les axones fins. En revanche, on décèle presque constamment dans les axones minces des vésicules synaptiques spécifiques. Les espaces entre les axones varient de 10 à 1000 nm. Dans les régions pré- et terminales, le nombre d'axones se réduit à quelques unités. La masse principale des nerfs se concentre sous l'enveloppe musculo-conjonctive de la gonade et on peut y discerner tous les types d'axones avec des vésicules. Ici, comme dans le neuropile des ganglions, il y a tout un assortiment de vésicules homogènes et hétérogènes.

On doit prêter une attention particulière à la présence dans la paroi de la gonade d'axones contenant des granules élémentaires peptidergiques (Fig. 50), en raison de l'importance capitale de la neurosécrétion dans le contrôle des phénomènes sexuels. On a déjà décrit des axones de ce type dans la glande génitale des Gastéropodes (191, 192), des Echinodermes (194) et chez les Bivalves, chez le seul pecten de Yesso, naturellement (21).

Les granules peptidergiques, de tailles et de quantités différentes, définis par leur densité électronique, s'observent dans des profils d'axones de n'importe quel diamètre. Il faut noter que la densité du matériel granulaire n'est pas uniforme et varie depuis la transparence avec une structure imprécise jusqu'au granule-type avec un coeur dense entouré d'un halo clair sub-membranaire. La densité des granules change, comme on le suppose, au fur et à mesure de la sécrétion du matériel dans le tissu de l'organe ou dans son système vasculaire. La présence d'axones avec des granules peptidergiques au milieu des fibres collagènes et des cellules musculaires laisse penser que la régulation du tonus musculaire par des neurohormones est tout à fait plausible (Fig. 51). Mais pour cela, on n'a pas observé de contacts neuromusculaires spécialisés, comme chez les Gastéropodes et les Echinodermes, bien que la membrane de l'axone touche presque, dans certains cas, la cellule musculaire (217). Très souvent, les axones ne se situent pas à moins de 1000 nm du myocyte, au coeur de la substance amorphe ou au milieu des fibrilles collagènes.

Un autre grand groupe de profils axoniques renferme des vésicules synaptiques monoaminergiques avec un coeur dense. Dans certains cas, les varicosités terminales contenant des vésicules synaptiques granulaires se rapprochent de la surface du myocyte à une distance de 30 à 50 nm. Et pourtant, on n'a pas observé les différenciations membranaires spécialisées qui caractérisent les synapses neurotissulaires (Fig. 51, A, B, C, D, E).

Un troisième type d'axones, plus rare, contient des vésicules transparentes qui renferment, comme nous l'avons déjà dit, d'après les données expérimentales, de l'acétylcholine.

Connaissant les résultats des recherches histochimiques et ultrastructurales, on peut conclure que le système nerveux effecteur des gonades du pecten de Yesso et de la moule de Gray est constitué : 1) d'axones peptidergiques ; 2) d'axones monoaminergiques ; 3) d'axones cholinergiques, qui n'ont pas de liaisons synaptiques typiques avec les myocytes. La transmission des influx nerveux dans la gonade se fait par

diffusion du médiateur, touchant au même moment un grand nombre de cellules effectrices.

5. SYSTEME CIRCULATOIRE

D'après leur développement et leur structure histochimique, les systèmes circulatoires des Mollusques et des Echinodermes présentent des traits de convergence, se formant par schizocoelie à partir des lacunes du tissu conjonctif. La cavité des vaisseaux ou hémocoelie correspond à la cavité primitive du corps (132). L'hémolymphe circule à travers de larges vaisseaux dans l'étendue des tissus et revient au cœur par des sinus. Chez les Bivalves, les vaisseaux sont de type ouvert, avec un grand volume d'hémolymphe circulante et une pression basse et variable. Ainsi, elle tombe chez l'anodonte à 0 dans le péricarde pendant la diastole et redevient positive au cours de la systole (115). Dans les organes, le système circulatoire est représenté par les interstices et les lacunes du tissu conjonctif. Les lacunes schizocoèles ne s'organisent en canaux tubulaires que partiellement et seulement chez certains Bivalves. Les parois de l'aorte et des artères principales qui en sortent sont formées de tissu conjonctif fibreux et de fibres musculaires, mais il leur manque un revêtement endothélial (132).

Les vaisseaux nourriciers de la gonade du pecten et de la moule prennent naissance à partir de l'artère splanchnique et pénètrent dans la paroi de la gonade selon une direction radiale (Fig. 52). Chaque vaisseau émet des branches de deuxième, troisième ou quatrième ordre et irrigue un territoire déterminé. Après injection d'encre de Chine dans un vaisseau avec une aiguille de 0,5 mm de diamètre, l'encre se répand sans effort dans toutes les branches vasculaires et marque avec précision le secteur de gonade qu'irrigue le vaisseau radial. Les branches de quatrième ordre se divisent elle-mêmes en fins capillaires terminaux qui forment un réseau à mailles étroites anastomosées. De plus, les zones irriguées par des artères radiales voisines s'enchevêtrent partiellement à travers le réseau de branches de quatrième ordre. Le réseau vasculaire, nettement dessiné en début d'injection, disparaît par la suite, la gonade prenant alors une teinte noire uniforme. Les particules d'encre se disséminent dans les tissus de la glande génitale, sans gradient particulier et flottent dans les espaces intercellulaires, comme on a pu l'observer au microscope.

Les plus gros vaisseaux s'étendent sous la lame basale de l'épithélium. Ils ont une lumière de forme irrégulière avec une limite interne très précise. Dans la lumière du vaisseau, il n'y a pas d'autres cellules que des amœbocytes. Les gros et les petits vaisseaux de la gonade ont des propriétés enzymatiques différentes. Le réseau de petits vaisseaux réagit positivement pour la phosphatase alcaline (Fig. 53). Sous cet angle, il est comparable aux capillaires des mammifères. Il s'en différencie par l'absence d'un tracé précis, l'irrégularité de la limite externe des vaisseaux et la présence désordonnée de rétrécissements et d'élargissements sur leur parcours.

Des caractères intéressants concernant l'organisation des "microvaisseaux" sont apparus en ultrastucture. Leur paroi est formée du côté de la lumière interne, par des cellules pseudo-endothéliales au réticulum endoplasmique granulaire très développé. La zone apicale de la cellule forme des saillies volumineuses. La fibre musculaire s'applique

étroitement contre cette cellule. On a ainsi l'impression que l'élément pseudo-endothélial est plaqué contre le myocyte sous forme d'une lame épaisse (Fig. 54). D'après Berg (171), les petits vaisseaux ouverts du système circulatoire des Invertébrés auraient une enveloppe endothéliale. Mais de nombreux auteurs (132) ne sont pas d'accord avec ce point de vue et pensent que Berg aurait pris les amœbocytes adsorbés sur les parois des lacunes du tissu conjonctif pour de l'endothélium. La microscopie électronique ne fournit pas de preuves décisives pour résoudre ce point litigieux. Si l'on a pu, dans certains travaux, décrire sans aucune restriction, des capillaires avec une couverture endothéliale, comme des structures réelles (538), dans d'autres, les auteurs réfutent la présence d'endothélium sur toute la longueur du trajet vasculaire (458).

Chez le pecten de *Yeso*, la partie terminale de l'appareil circulatoire, accolée à la zone germinale de la gonade, est construite d'une manière originale. Cette région du système circulatoire se présente comme un labyrinthe d'espaces de différentes largeurs, délimités par des cellules, qui sont tout à fait comparables à un endothélium vasculaire (Fig. 55). Les gros noyaux de ces cellules sont riches en chromatine et la bordure étroite du cytoplasme renferme un réticulum endoplasmique bien développé. Des bourgeons cytoplasmiques apicaux, épais, visiblement des vésicules d'extrusion, tout comme le gonflement sélectif de petits secteurs de la cellule, peuvent obturer certaines voies du courant microcirculatoire et rendre les autres plus fonctionnelles, en modifiant le flot d'hémolymphe en fonction du changement des besoins trophiques d'une zone de la gonade.

Nous avons déjà mentionné qu'une grande partie des nerfs de la gonade s'étend sur le trajet des vaisseaux. On a décrit des axones cholinergiques et monoaminergiques dans l'aorte et dans ses branches principales (458). Pour les vaisseaux de la paroi de la gonade, la présence de nerfs à proximité de leur propre paroi n'a pas grande importance ; en effet, la régulation du flot d'hémolymphe est assurée par la contraction des myocytes de l'enveloppe musculo-conjonctive. Un autre point est, à notre avis, fort important. Il y a sur presque tous les petits vaisseaux d'assez gros renflements d'axones, en forme de massue (Fig. 56). L'analyse ultrastructurale de ces épaisissements montrent qu'ils contiennent des granules de neurosécrétion peptidergique. Autrement dit, nous avons la preuve directe au microscope que les neurohormones, élaborées dans les ganglions, atteignent la gonade par voie axonique, se déversent dans le système circulatoire, ce qui assure un contrôle local de la gamétogénèse.

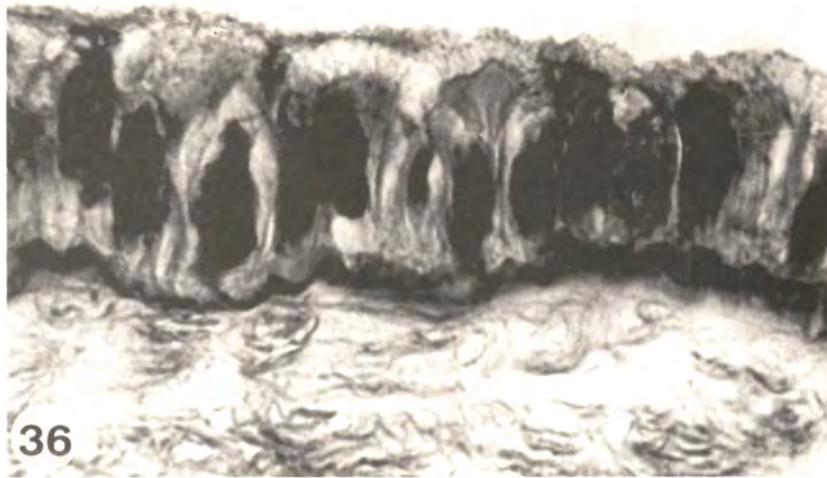
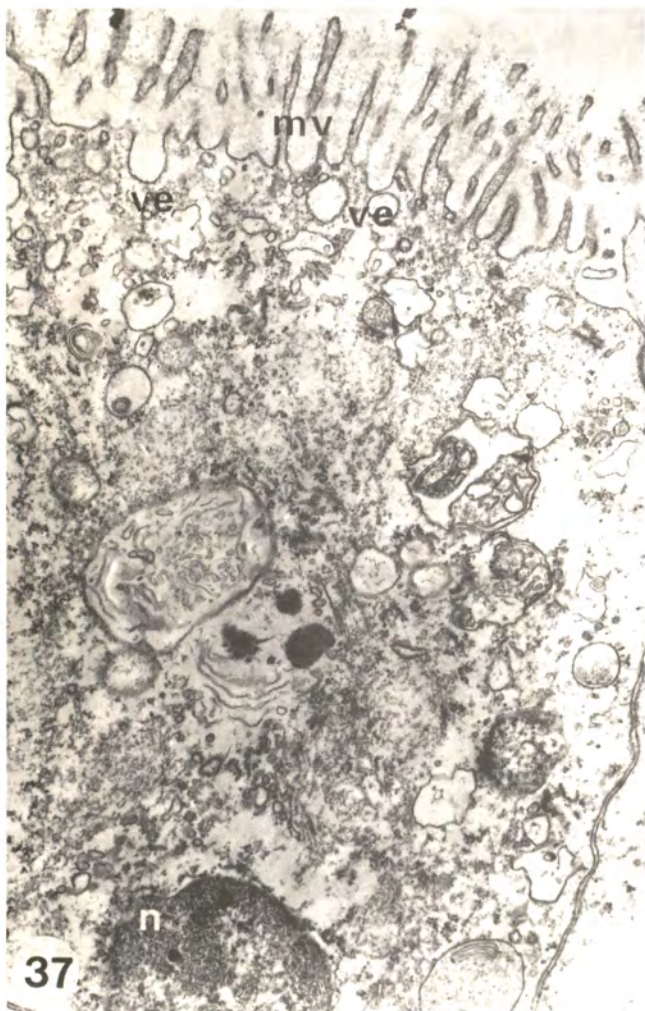
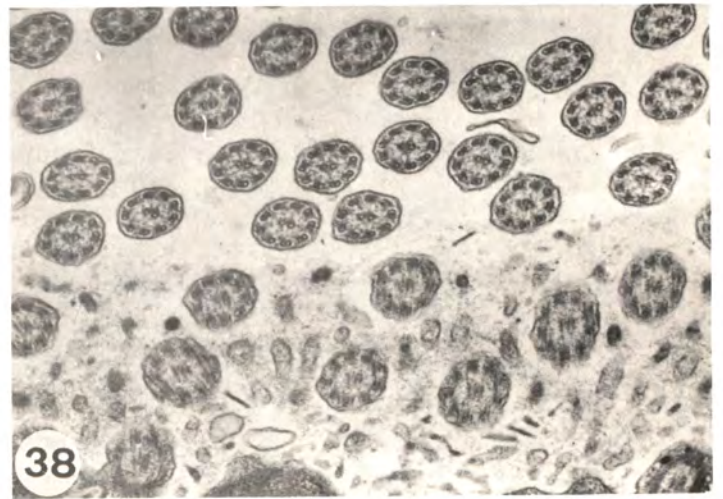


Fig. 36 : Epithélium unistratifié, multisériel et sécréteur de la paroi de la gonade du pecten de Yeso.
Coloration de Mallory (x400)



37

Fig. 37 : Vue partielle d'une cellule à microvillosités.
mv - microvillosités ; n - noyau ; ve - vésicules d'exocytose (x20 000).



38

Fig. 38 : Coupe transversale d'une cellule ciliée de l'épithélium de la gonade du pecten de Yeso, montrant le complexe 9 + 2 (x20 000).

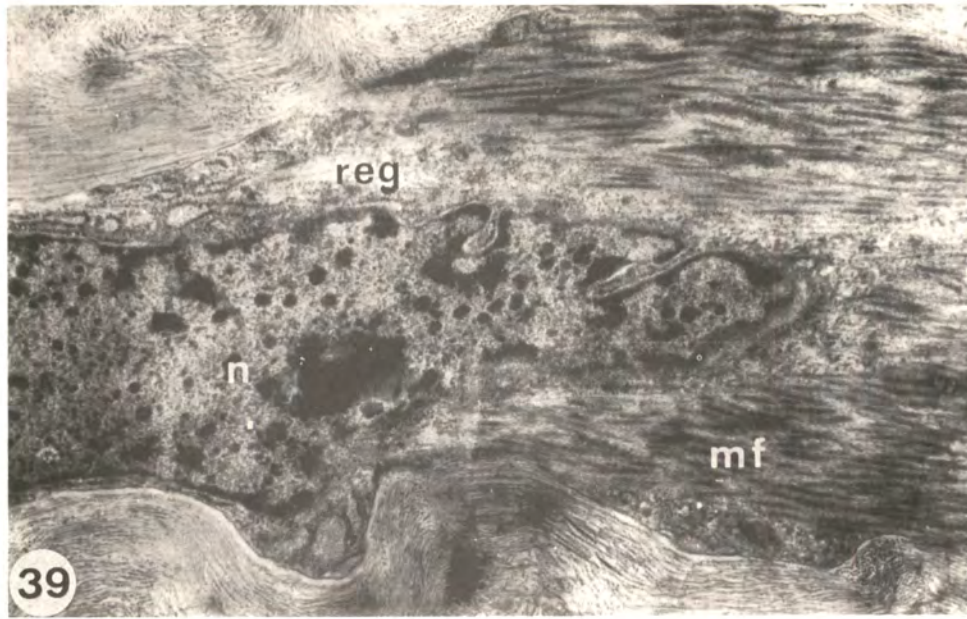


Fig. 39 : Myocyte de la paroi de la gonade du pecten de Yeso.
mf - myofibrilles ; n - noyau ; reg - réticulum endoplasmique
granulaire (x20 000).

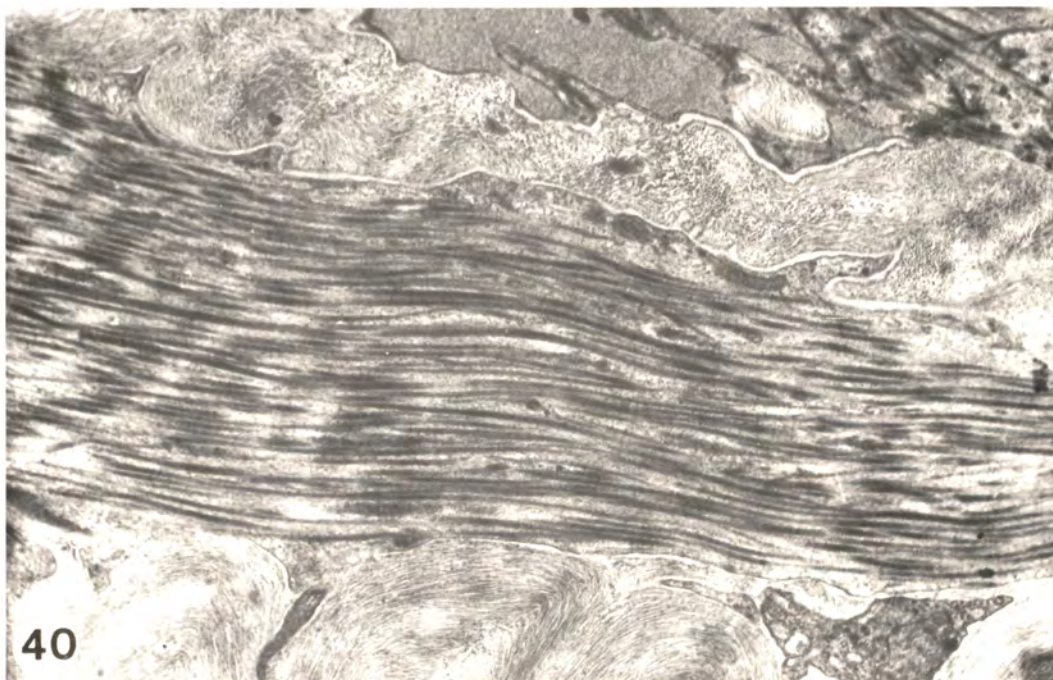


Fig. 40 : Myofibrilles d'un myocyte de la couche musculo-conjonctive de la
paroi de la gonade du pecten de Yeso (x20 000).

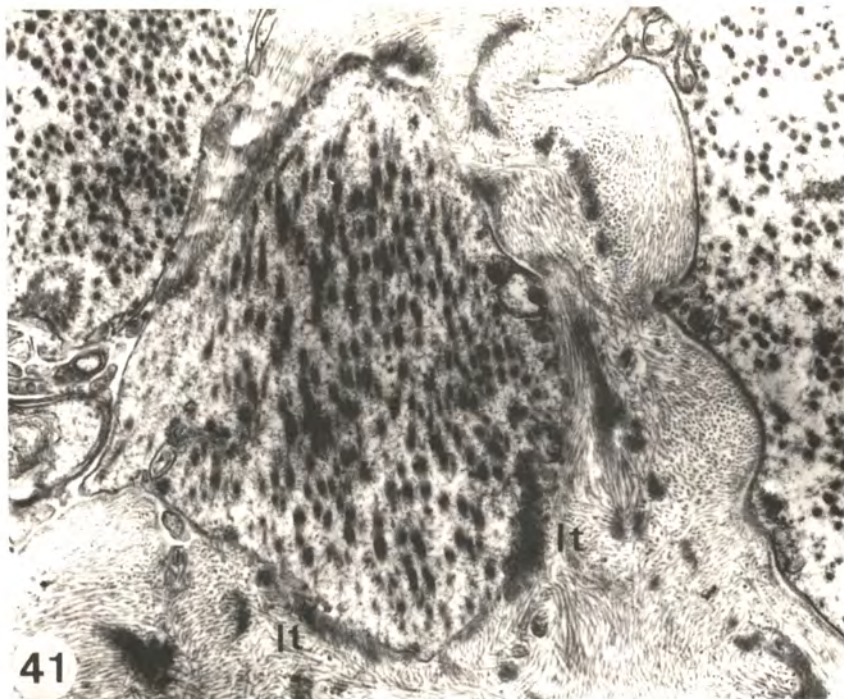


Fig. 41 : Fixation des fibrilles collagènes sur un myocyte (lame tendineuse, lt) (x20 000).

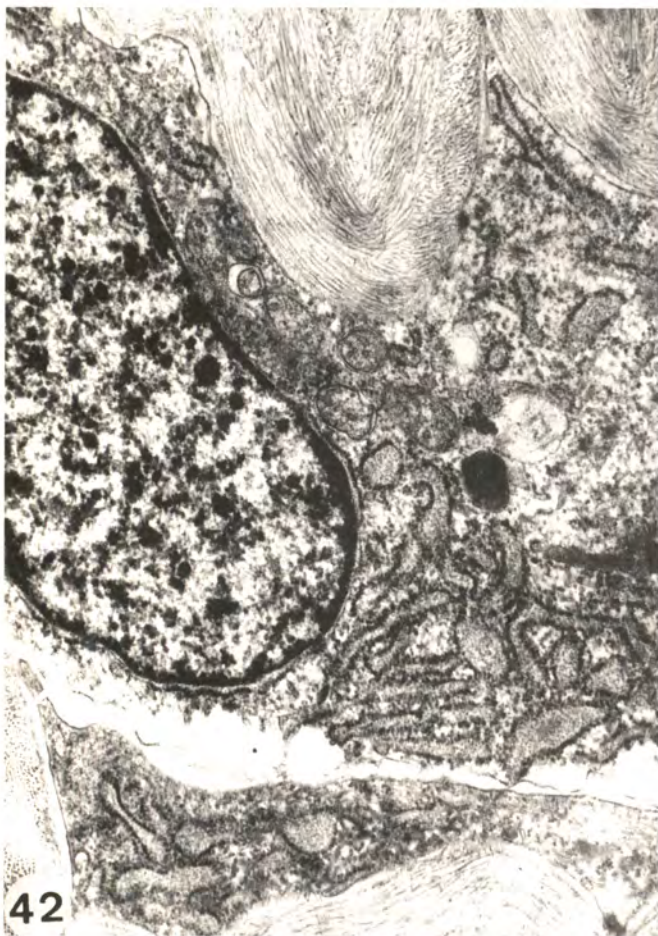


Fig. 42 : Jeune fibroblaste avec un ergatoplasme bien développé (x20 000).
 Fig. 43 : Fibroblaste très différencié avec une zone étroite de cytoplasme autour du noyau (fibrocyte) (x20 000).

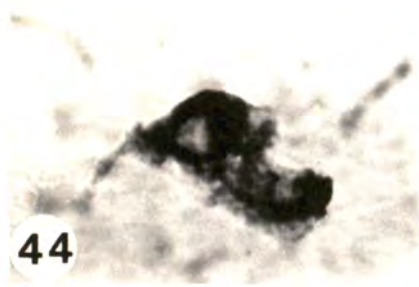


Fig. 44 : Neurones de la paroi de la gonade du pecten de Yeso.
Bleu de méthylène (x 800).

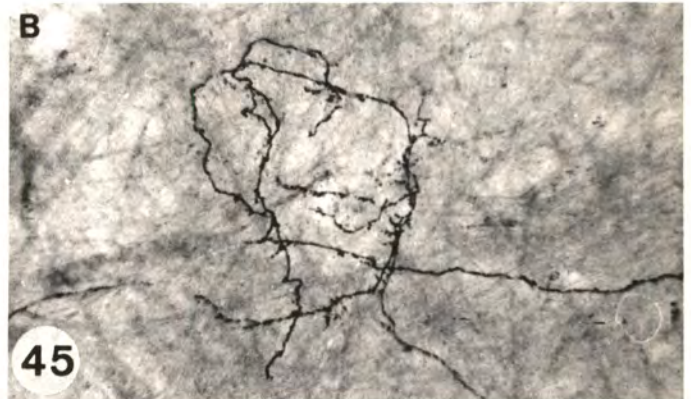


Fig. 45 : Terminaisons réceptrices de la paroi de la gonade de pecten.
A - Récepteur peu ramifié (x 1000) ; B - Récepteur très ramifié (x 400).
Méthode de Koelle.



Fig. 46 : Récepteur arborescent avec terminaisons en raquette dans la paroi de la gonade de pecten.
Bleu de méthylène (dessin).



Fig. 47 : Axone cholinergique dans la paroi de la gonade de pecten.
Méthode de Koelle (x 400).

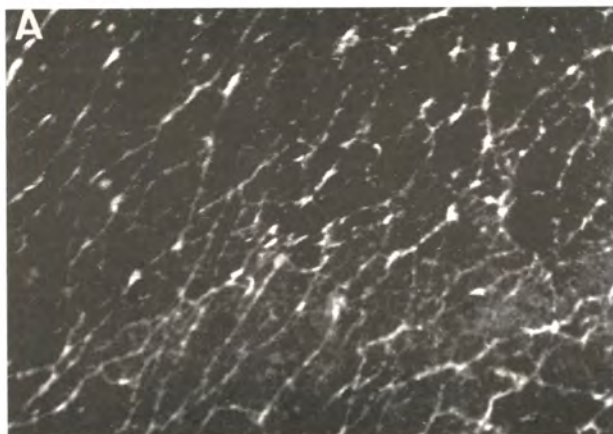


Fig. 48 : Plexus monoaminergique de la paroi de la gonade
de pecten.
A - Mollusque juvénile ; B - Mollusque adulte.
Méthode de Falck (x 400).

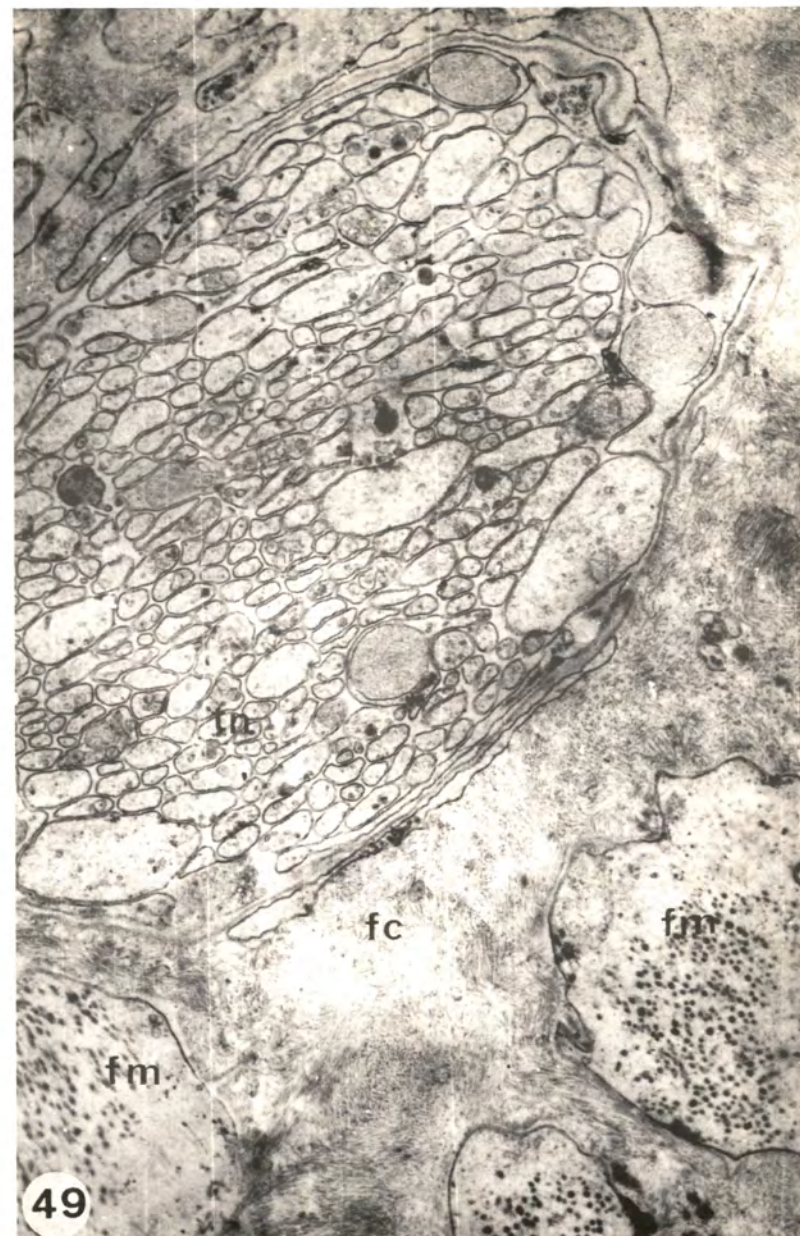


Fig. 49 : Vue partielle de la paroi de la gonade du pecten
de Yeso.
fc - fibre collagène ; fm - fibre musculaire ;
tn - tronc nerveux (x 20 000).

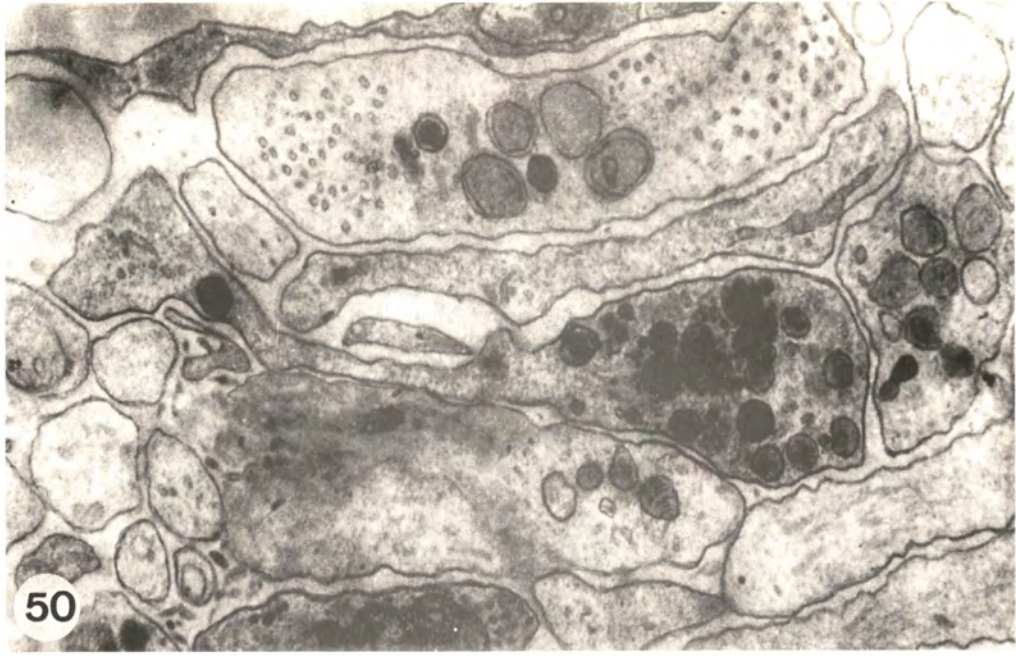


Fig. 50 : Axone avec granules peptidergiques dans la paroi de la gonade du pecten de Yeso (x 40 000).

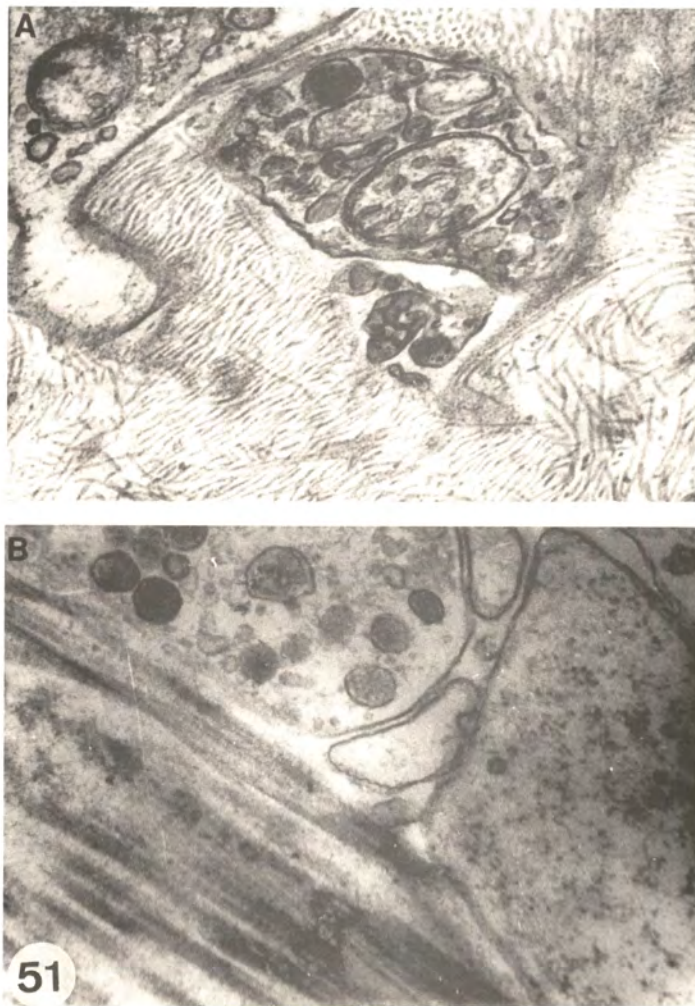


Fig. 51 : Terminaisons axoniques dans la gonade du pecten de Yeso. A - au milieu des fibres collagènes ; B - à côté d'une cellule musculaire (x 40 000).

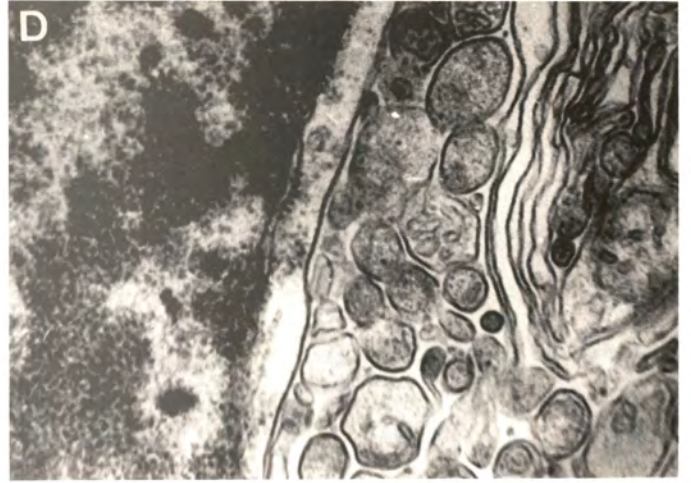
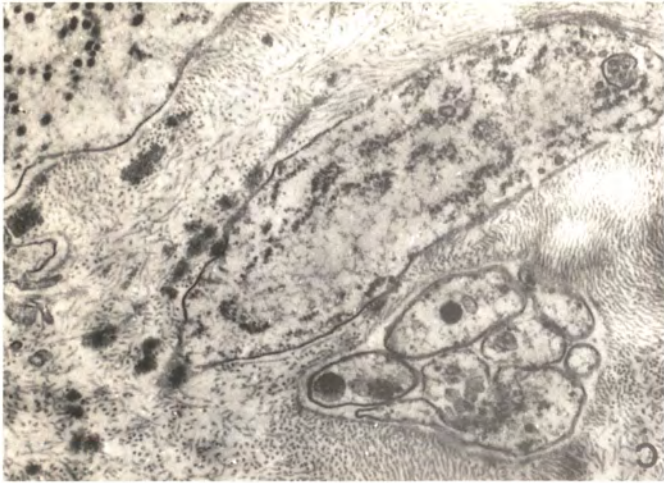


Fig. 51 : Terminaisons axoniques dans la gonade du pecten de Yeso.
 C - contre la membrane du myocyte ; D - axone avec granules neurosecréteurs de faible densité électronique, contre la membrane du myocyte ; E - profils d'axones avec vésicules synaptiques transparentes et granulaires contre la paroi d'un myocyte (x 40 000).

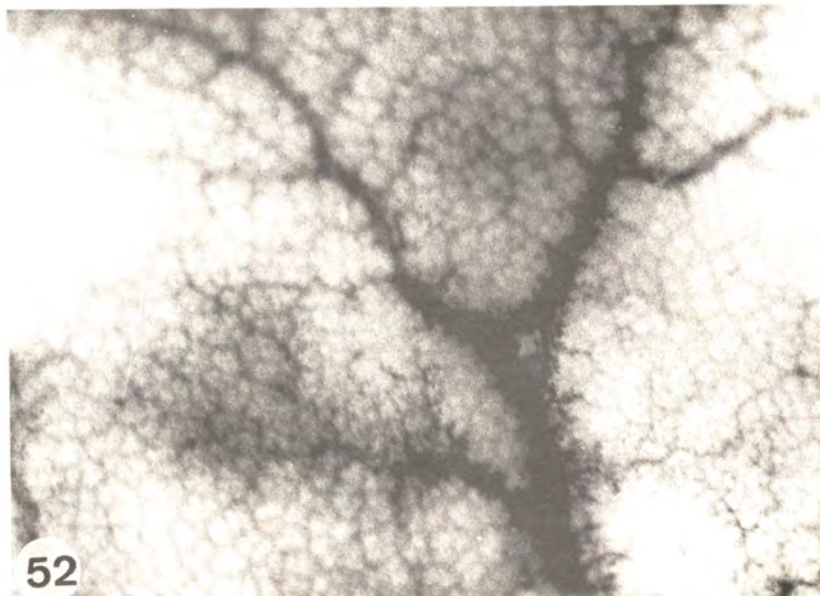


Fig. 52 : Artère radiale de la gonade du pecten, avec zones de ramifications.
 Injection d'encre de chine (x 40).

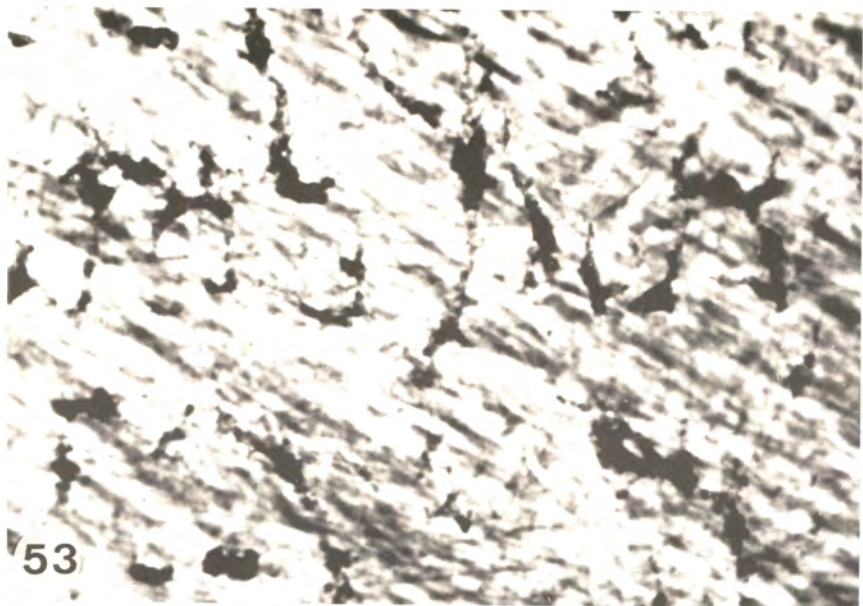


Fig. 53 : Terminaisons vasculaires de la paroi de la gonade du pecten de Yeso, avec une grande activité de la phosphatase alcaline (x 200).

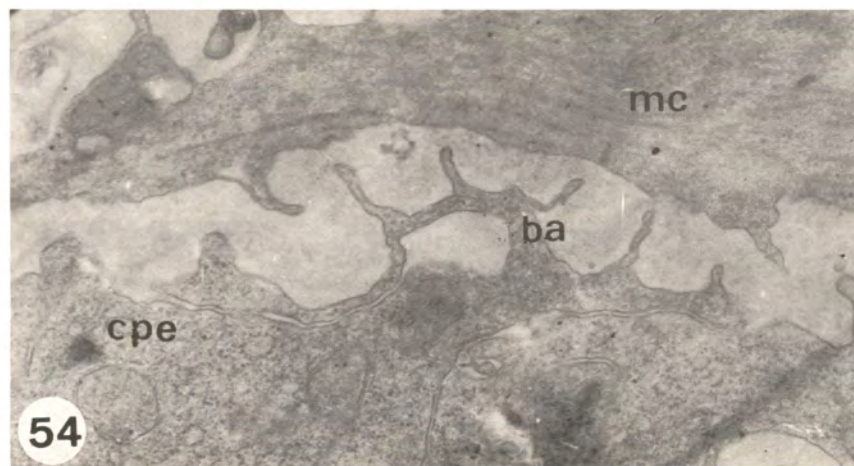


Fig. 54 : Microvaisseau de la paroi de la gonade de pecten. ba - bourgeon apical ; cpe - cellule pseudo-endothéliale ; mc - myocyte (x 20 000)

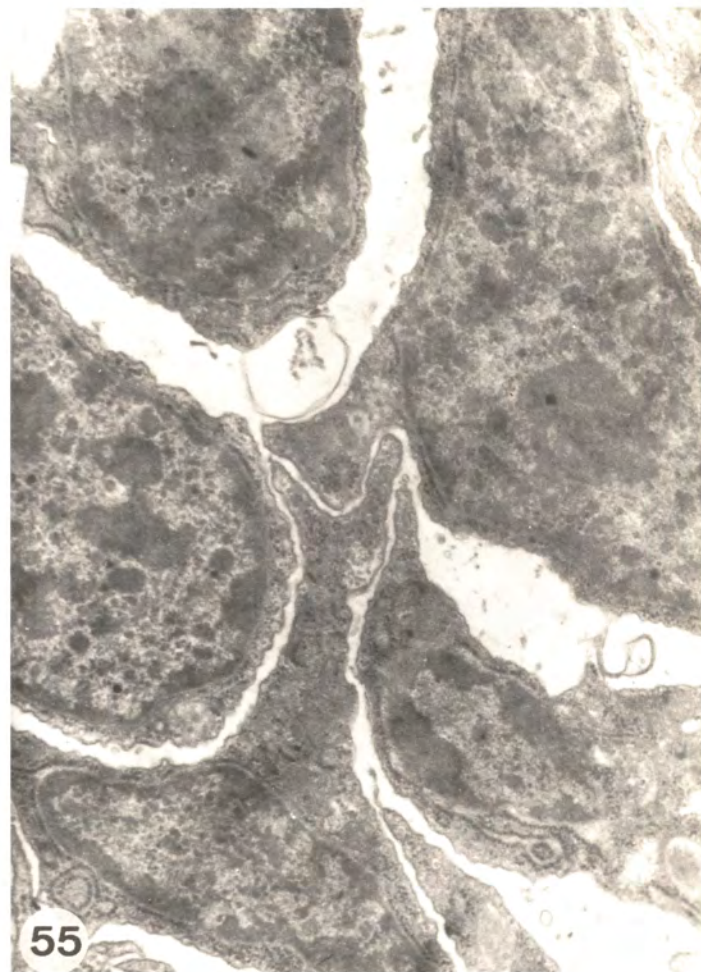


Fig. 55 : Partie terminale du microflux circulatoire de la paroi de la gonade de pecten. (on aperçoit les cellules pseudo-endothéliales et les lacunes intercellulaires (x 20 000).



Fig. 56 : Terminaisons axoniques renflées et remplies de neurosecrétion contre la paroi d'un vaisseau. Bleu de méthylène (x 400)

CHAPITRE 4

ACTIVITE REPRODUCTRICE

L'instinct de reproduction assure la continuité de l'espèce et celle-ci est réalisée par les cellules sexuelles formées dans la gonade. Un des traits caractéristiques des Bivalves marins est leur grande fécondité. Ainsi, la gonade de la moule de Gray, mûre à l'âge de 5-6 ans, ne contient pas moins de 20 millions d'ovocytes (78) et en pleine activité sexuelle, c'est à dire entre 30 et 50 ans, autour de 60 millions (121). La fécondité du pecten de Yeso est encore plus grande. Dans le golfe Mutsu (Japon), les femelles, entre 3 et 5 ans, ont des gonades mûres qui contiennent de 100 à 170 millions d'ovocytes (553). Il n'est donc pas étonnant que chaque cycle de reproduction, en particulier en période de croissance des ovocytes, exige pour l'évolution et la maturation des cellules sexuelles des dépenses colossales d'énergie et la coordination de toutes les fonctions de l'organisme.

La gamétogénèse, c'est à dire le développement des cellules reproductrices, comprend chez les Mollusques Bivalves, comme chez tous les Métazoaires actuels, une ovogénèse et une spermatogénèse qui se déroulent selon un schéma bien connu et dans lequel on distingue des stades de division, de croissance et de maturation pour les ovocytes et, complémentirement, un stade de formation pour les spermatozoïdes. Les facteurs du milieu externe interviennent comme inducteurs de l'activité générale et de l'activité reproductrice. Ils agissent, en effet, sur les mécanismes endogènes qui synchronisent le rythme sexuel avec les variations du milieu externe (298). La température, l'alimentation, la salinité, l'éclairement, la photopériode ont une très grande importance pour la reproduction des Bivalves (268, 383, 477). L'état optimal de ces facteurs accélère les processus de maturation des cellules sexuelles, induisant chez les pectens, les moules, les huîtres des mers tempérées, des émissions répétées de gamètes au cours de l'année. Par contre, de nombreuses tentatives d'implantation de Bivalves, d'huîtres par exemple, dans d'autres régions océaniques, se sont soldées par des échecs. Les animaux, transportés dans un milieu qui ne leur convenait pas, n'ont pas eu de descendance et se sont éteints.

Les adaptations morphofonctionnelles, en vue d'assurer une meilleure pérennité de la descendance permettent de partager les Bivalves

d'après leur mode de reproduction, en plusieurs groupes (83, 84). Dans la famille des Ostréidés, la larviparité est une disposition qui garantit la protection des larves. Ostrea edulis et O. lurida conservent leurs oeufs dans la cavité palléale où ils sont fécondés par le sperme émis dans l'eau par le mâle. Une larve mobile sort au bout de 8 jours dans le milieu environnant. La larviparité abaisse le taux de destruction des embryons aux stades précoces de l'ontogénèse, ce qui accroît indirectement la fécondité de l'espèce. Chez quelques espèces arctiques, Astarte borealis, A. elliptica, les femelles rejettent de gros oeufs ayant jusqu'à 300 µm de diamètre, entourés de deux enveloppes protectrices gélatineuses. La richesse des oeufs en matériel nutritif (vitellus lipidique) détermine le mode direct du développement, sans larves. Parmi les Bivalves, on rencontre des espèces qui forment des pontes : les femelles de Turtonia minuta pondent 25 oeufs relativement gros à l'intérieur d'une capsule, à l'abri de laquelle les embryons subissent tous les stades de développement. Chez quelques Mytilidés, Mytilus senhousis par exemple, il sort de la ponte une larve qui se métamorphose très rapidement. Chez d'autres Bivalves, les ovocytes fécondés se développent dans une poche spéciale, fixée à la coquille. Ce dispositif a été observé chez Nucula delphinodonta. La poche, formée de matériel coriacé, communique avec la cavité palléale et contient de 30 à 70 gros oeufs, permettant ainsi de sauter la phase larvaire libre.

La viviparité est l'adaptation la plus complexe de la reproduction chez les Bivalves. Dans la famille des Cardiidés, chez un grand nombre d'espèces pacifiques, les oeufs se développent à l'intérieur d'une coque protectrice dans l'intervalle des hémibranchies. A la fin du développement, les jeunes Mollusques formés sortent de ces enveloppes. Chez Cardium elegantulum, les oeufs fécondés se déposent dans des poches spéciales formées par les plis du manteau.

Chez la plupart des Bivalves, cependant, les mâles et les femelles émettent des gamètes dans l'eau où s'effectue la fécondation. Le succès de l'opération est assuré par la très grande concentration du matériel sexuel au moment du frai. Cet objectif est atteint par des voies différentes chez la moule de Gray et le pecten de Yeso.

Les moules immobiles constituent des agrégats locaux, sessiles ; des bancs, où le rapport des sexes est identique ou présente un certain excès de mâles (122). Les pectens constituent au début de la saison de reproduction, des groupes comportant un nombre approximativement égal de mâles et de femelles. Chez une majorité de Mollusques, la maturation des ovocytes a lieu dans les limites de la gonade. Chez le pecten de Yeso, la première manifestation de la maturation * a lieu après l'expulsion de l'ovocyte dans l'eau. Le spermatozoïde pénètre dans l'ovocyte au moment de la métaphase **: le premier globule polaire est émis 5 heures après le début de la fécondation, le second 6 heures après, à une température de l'eau voisine de 8,5 - 8,7° (553).

La moule de Gray et le pecten de Yeso sont des animaux où les sexes sont séparés et on rencontre rarement des hermaphrodites chez ces espèces. D'après les constatations de Dziouba (38), cette particularité

* n.d.t. méiose

** n.d.t. de la 1ère division de méiose.

est plus fréquente chez les moules âgées dont l'activité reproductrice est affaiblie, la gonade ne se développant pas complètement au moment du frai. Les acini avec ovocytes sont plus nombreux dans la gonade des moules hermaphrodites, au contraire du pecten où une gonade bissexuée forme surtout des spermatozoïdes (553). On doit considérer comme l'apparition d'un hermaphrodisme partiel chez ces animaux le développement de quelques ovocytes, au milieu des cellules spermatogènes dans les acini du mâle. L'existence d'individus hermaphrodites n'est pas liée à une seule cause, l'abaissement de l'activité reproductrice ou la pathologie de la physiologie sexuelle. Des individus bissexués peuvent apparaître, évidemment, lorsqu'il y a une diminution catastrophique de la population, ce qui est une adaptation à la survie de l'espèce.

Il est difficile de préciser la nature et les modalités de l'inversion sexuelle, le matériel existe, malgré l'absence de différences morphologiques, cytochimiques et génétiques entre l'ovogénèse et la spermatogénèse dans les gonades mâles et femelles. On pense que chez les Mollusques, l'évolution des gonies en cellules sexuelles mâles ou femelles dépend de facteurs gonadiques locaux. Les cellules nourricières * jouent un rôle actif sur la direction du développement de la gonade. La formation de spermatozoïdes ou d'ovocytes chez Helix pomatia s'explique, en partie, par l'absence dans le premier cas ou la présence dans le second de trophocytes * spécialement différenciés (147). On l'observe de manière évidente chez les Mollusques typiquement hermaphrodites dans la gonade desquels apparaissent successivement des spermatozoïdes, des trophocytes et des ovocytes (247). Il faut admettre que chez les Bivalves, la cause réelle de l'hermaphrodisme est un changement dans la régulation hormonale des processus sexuels (89).

Le développement des cellules sexuelles a lieu, chez les Bivalves, dans les régions terminales différenciées de la glande ayant l'aspect de vésicules, les acini, et dans les conduits génitaux recouverts d'un épithélium cilié. Vu le nombre limité de travaux sur l'origine des cellules sexuelles chez ces animaux, on n'a que peu de données bibliographiques sur ce sujet. Quelques faits, tirés de recherches sur l'organogénèse de la glande génitale de la moule de Gray, font état de la différenciation précoce du matériel sexuel (97). Chez cette moule, en effet, l'apparition de la gonade se produit lorsque la coquille atteint 9 mm. Le feuillet viscéral du coelome forme des plis assez profonds, recouverts d'épithélium.

Il s'en détache des cellules arrondies de 8 à 12 μ m de diamètre, ayant une réaction positive pour la phosphatase alcaline. C'est pourquoi, on les considère comme des gonocytes. Toutefois, le sort de ces cellules n'a pas été suivi et la question de savoir si ce sont réellement les cellules - souches des gamètes de la gonade définitive, demeure ouverte.

* n.d.t. : les auteurs emploient indifféremment une terminologie qui a été précisée par les auteurs anglo-saxons et français pour lesquels :

- les cellules nourricières ou trophocytes correspondent aux cellules folliculaires ou nourricières associées aux ovocytes.
- les cellules nourricières ou trophocytes des auteurs russes (voir p. 171) correspondent aussi à des cellules de réserve (tissu de réserve ou storage tissue) qui, suivant les espèces, peuvent être à l'extérieur des gonades (Ostréidae, Mytilidae) ou aussi intragonadiques (Vénéridae).

Tranter (517) suppose qu'il pourrait y avoir au milieu des ovogonies et des spermatogonies, des cellules germinales, indiscernables, dont la division assure les cycles de reproduction.

Selon un autre point de vue très répandu (117), l'épithélium des acini de la gonade serait chez les Mollusques à l'origine des cellules sexuelles, c'est à dire que la formation des spermatozoïdes et des ovocytes aurait lieu par voie somatique. La formation de gamètes à partir de cellules somatiques a été décrite chez Cyclas cornea (494) : des cellules prismatiques, après s'être dégagées de la lame épithéliale, migrent dans les acini où elles deviennent des ovogonies. Un processus comparable a été découvert chez Eremina dessertorum (247) et chez le chiton Sypharochiton septentriones (485), chez lequel une seule cellule épithéliale donne 16 ovogonies. La voie somatique de formation des cellules sexuelles apparaît possible chez tous les animaux dont la fécondité est très élevée. Elle n'est pas rejetée pour le pecten de Yeso et la moule de Gray. Chez les femelles, à chaque nouveau cycle, une partie des nouveaux acini provient de l'épithélium coelomique. Chez le pecten, des cellules épithéliales émigrent de la paroi dans la lumière des acini, formant des bourgeons dans lesquels des ovogonies se différencient (37). Des changements variés ont lieu, ensuite, par voie de réduction, dans les cellules sexuelles pendant la période qui s'écoule entre deux émissions de gamètes rapprochées. Les processus cycliques de formation qui se déroulent dans la glande génitale, sont spécifiques et obéissent à une chronologie et une régulation particulières pour chaque espèce, mais en même temps, comme dans la spermatogénèse et l'ovogénèse de la moule de Gray et du pecten de Yeso, il existe des caractères de relative similitude entre ces Mollusques et d'autres.

1. OVOGENESE

Les voies et les modes de transfert des substances trophiques aux ovocytes pendant leur développement ont une importance capitale dans la réalisation de l'ovogénèse. On a commencé à distinguer au début du vingtième siècle (357) deux types de gamétogénèse, l'un dit solitaire, l'autre alimentaire. On supposait que chez les Bivalves, comme chez d'autres Invertébrés marins, la croissance des cellules reproductrices se déroulait sur un mode solitaire, puisqu'on ne trouvait pas de trophocytes spécialisés (117).

Toutefois, au cours des dernières années, cette conception du développement des ovocytes reposant sur le mode solitaire a été soumise à révision chez les Mollusques et les Echinodermes. On a montré que chez le pecten de Yeso (32, 38, 40), la moule de Gray (38, 39), divers oursins (22, 26) et étoiles de mer (109), l'ovocyte se formait grâce à la combinaison des modes solitaire et alimentaire. Le matériel trophique qui arrive à l'ovocyte provient d'au moins 3 sources : a) de l'hémolymphe ; b) de l'intestin ; c) de la résorption d'ovocytes.

Chez les Bivalves, le système circulatoire de la paroi de la gonade est bien développé et sa partie terminale est représentée par un système de lacunes. Au cours de la croissance des ovocytes, le taux de lipides, protéines, glucides et petites molécules augmente dans l'hémolymphe. Ces substances passent dans l'ovocyte à travers la membrane

basale à laquelle il adhère durant une grande partie de son développement. Un système de cordons, issus de la partie basale de la cellule se forme dans le cytoplasme de l'ovocyte. Le microscope électronique a révélé qu'il était composé d'un grand nombre de microtubules (167). On pense que les microtubules forment le système de transport par lequel le matériel trophique de l'hémolymphe parvient à un endroit quelconque du cytoplasme.

Chez le pecten de Yeso, la gonade et la paroi de l'intestin sont unies par du tissu conjonctif dans lequel se trouvent des cellules mobiles avec un globule cytoplasmique caractéristique (36). Ces globulocytes * (Fig. 57) qui sont en nombre important, migrent dans la gonade et se retrouvent à proximité immédiate des ovocytes. Le matériel des globules, comme on l'a montré (32), consiste essentiellement en phospholipides et leur contenu varie assez largement. Il n'est pas exclu que les globulocytes puissent effectuer des opérations de transfert dans les deux sens, entre la gonade et l'intestin. Les globulocytes, chargés de matériel nutritif provenant de l'intestin, migrent dans la gonade où ils le cèdent aux ovocytes. Ils restituent ensuite à l'intestin les produits du métabolisme des cellules sexuelles qu'ils ont accumulés. Les globulocytes sont donc des cellules polyfonctionnelles dont la fonction trophique est associée à une fonction d'évacuation du milieu intérieur de la gonade, des métabolites engendrés par la transformation des substances.

Cependant, les globulocytes ne sont pas les seuls responsables de l'approvisionnement trophique de l'ovocyte. Chez le pecten de Yeso et la moule de Gray, une partie des ovogonies se transforme en trophocytes et acquiert la faculté de migrer (38). Ces cellules, comme les globulocytes, sont en nombre généralement élevé, se concentrent dans les zones de résorption des ovocytes et utilisent activement leur matériel qu'elles transfèrent aux ovocytes de la génération suivante (22). Les trophocytes apparaissent, dans ce cas, comme un maillon entre les cellules sexuelles de deux générations, confirmant par cela même, la succession d'évènements qui se déroulent à des moments différents.

L'importance des trophocytes dans l'approvisionnement nutritif de l'ovocyte augmente après que ce dernier se soit détaché de la membrane basale et qu'il soit devenu une cellule libre. L'ovocyte s'entoure de cellules nourricières qui lui transfèrent leur matériel trophique par pinocytose (317, 520, 523). Des observations ultrastructurales ont montré que la surface des ovocytes libres se couvrait de villosités aux dernières étapes de l'ovogénèse. La membrane plasmique forme de petites invaginations avec un contenu granuleux. Celles-ci se transforment en vésicules de pinocytose de 0,5 à 0,9 μm de diamètre. On a identifié ces particules à du glycogène (519). Des liens si étroits s'établissent entre les ovocytes et les trophocytes que l'on ne parvient pas à déceler, même aux plus forts grossissements électroniques, leurs limites cellulaires. Chez le pecten, de plus, des cellules intactes, de morphologie comparable à celle des ovogonies, sont victimes de processus trophiques (32). La micropinocytose, en tant que base de transfert du matériel trophique à l'ovocyte, a été étudiée d'une manière nettement plus complète chez les Echinodermes. Or, elle a lieu aussi chez les Mollusques au cours de l'ovogénèse : c'est par des moyens identiques que l'ovocyte reçoit des substances nutritives.

* n.d.t. : granulocytes pour les auteurs anglo-saxons et français.

Chez les Mollusques, donc, les ovocytes adhérents, tirent leur matériel trophique essentiellement de l'hémolymphe et les ovocytes libres l'obtiennent de trophocytes d'origines diverses. Il y a, chez la moule et le pecten, au cours de leur gamétogénèse, un changement dans les voies et les modes de transmission des substances nutritives aux cellules sexuelles.

Morphologie de l'ovogénèse

Chez les Mollusques, l'ovogénèse débute par la transformation en ovogonies de certaines cellules de l'épithélium de la paroi de la gonade (117, 485) : en achevant leurs divisions, elles se transforment en ovocytes fixés à la membrane basale des acini. Cependant, les mitoses dans les ovogonies de la gonade du pecten et de la moule apparaissent comme un phénomène extrêmement rare, même pendant la période de prolifération active de ces cellules (38). Des changements morphologiques identiques et variés ont lieu dans le noyau et le cytoplasme de l'ovocyte pendant sa croissance (221, 246). Au début, la croissance de l'ovocyte est insignifiante et peut passer inaperçue, les événements principaux se déroulant dans le noyau et se caractérisant par un changement du matériel chromatique. On peut appeler cette période, phase générative ou de faible croissance de l'ovocyte.

La période suivante se caractérise par un accroissement remarquable du volume du noyau et surtout du cytoplasme. Le volume de la cellule s'accroît d'environ cent fois ; sa structure se complique énormément. On peut appeler cette période de croissance de la cellule sexuelle, phase végétative ou de grande croissance. Elle dure relativement longtemps. Au début de cette grande croissance se place la synthèse, dans ses grandes lignes, du matériel plasmique, tandis que le volume cellulaire augmente. Il est important de faire remarquer que pendant cette période, précisément, la formation d'ARN est active, ce qui prépare l'étape suivante de la croissance cellulaire, c'est à dire la synthèse de protéines vitellines au sein du cytoplasme (1, 2). Ce sera le matériel trophique et régulateur de l'ontogénèse précoce. On distingue, en relation avec la chronologie de ces deux phénomènes liés dans la phase végétative de croissance ovocytaire, un stade protoplasmique et un stade trophoplasmique. Durant toute la croissance des ovocytes, la garniture de chromosomes reste diploïde, la réduction chromatique n'ayant lieu, chez la moule de Gray et le pecten de Yeso, que pendant la maturation des ovocytes et hors de la gonade (398).

Chez le pecten de Yeso et la moule de Gray, les ovogonies sont de petites cellules de 5 à 6 μm de diamètre avec un noyau arrondi, vésiculeux et un ou deux nucléoles. Ces cellules s'assemblent en groupes de plusieurs dizaines dans un acinus le long de la membrane basale. On peut toujours apercevoir au milieu d'elles de petits ovocytes isolés et constater que toutes les transformations morphologiques successives des oeufs commencent bien par ces cellules (Fig. 58).

On divise la croissance de l'ovocyte en quatre stades, chez la moule et le pecten, d'après la taille, la forme des ovocytes et leur rapport avec la paroi de la gonade (32, 37, 40). Bien que la distinction des cellules par leur forme ait un caractère arbitraire, la classification même des auteurs reflète bien les phénomènes qui ont lieu dans la

gonade.

Les ovocytes du premier stade sont de petites cellules de 10 à 12 μm de diamètre, la plupart du temps au stade pachytène de la prophase de méiose. Le noyau, de 8 à 10 μm , est caractéristique par ses chromosomes punctiformes qui ont tendance à se répartir sous l'enveloppe nucléaire. En règle générale, les nucléoles sont absents. Une bande étroite de cytoplasme transparent borde le noyau. On trouve fort rarement les autres stades de la prophase de méiose (leptotène et zygotène). Ces petits ovocytes s'appliquent contre la paroi de l'acinus, souvent à la base de grosses cellules, formant fréquemment, à plusieurs, des sortes de nids.

On trouve, côte à côte avec ces ovocytes au stade pachytène, des cellules de taille et de forme semblables avec des chromosomes bien colorés. On peut dans certains de ces ovocytes, observer la parité des chromosomes et l'apparition d'un petit nucléole d'environ 1 μm . C'est l'indication que l'ovocyte entre dans sa période de grande croissance qui l'amène au stade diplotène de la prophase de méiose.

Les ovocytes du stade II (Fig. 59) adhèrent par une large base à la membrane basale des acini. Leur diamètre varie de 15 à 50 μm . Les chromosomes sont despiralisés dans le noyau. La réaction de Feulgen est négative. Le nucléole est la structure la plus remarquable des ovocytes au cours de cette période de croissance protoplasmique précoce. D'une vésicule transparente, bordée de chromatine du côté interne, il devient un globe dense de 10 à 20 μm de diamètre, montrant une affinité intense pour les colorants de l'ARN. Dans le cytoplasme apparaissent des structures micellaires et des corpuscules denses, arrondis, avec un taux élevé de mucopolysaccharides et d'ARN. Chez la moule, le cytoplasme des ovocytes reste très fort, mais irrégulièrement basophile. On aperçoit dans la zone périnucléaire une quantité de dictyosomes et de mitochondries : le réticulum endoplasmique est représenté par de nombreuses petites vésicules à contour lisse, entre lesquelles on voit des rosettes de ribosomes libres.

Les ovocytes de stade III (Fig. 60) sont caractérisés par l'accroissement de leur volume et le changement de leur forme. Les bases par lesquelles ils sont en contact avec la paroi de la gonade se rétrécissent graduellement et les ovocytes deviennent piriformes. Ils sont alors rattachés à la paroi de l'acinus par un pédoncule plus ou moins étroit. Ils mesurent dans leur plus grand diamètre de 50 à 70 μm et leur noyau, de 25 à 30 μm . L'enveloppe nucléaire, en raison de petites saillies fréquentes, a une surface ondulée. Au centre du gros nucléole apparaissent d'abord des petites vacuoles qui s'accroissent petit à petit en nombre et en taille. Dans le cytoplasme, des structures filamenteuses se développent intensivement, formant des cordons assez épais, ramifiés qui s'étendent du noyau au pédicule. Un accroissement remarquable d'ARN, de dictyosomes et de mitochondries se produit dans la zone périnucléaire. On décèle aussi une grande activité de la cytochrome - oxydase et de la succino - déshydrogénase (95). Des grains de vitellus apparaissent, ainsi qu'une quantité importante de gouttelettes lipidiques.

Au stade IV (Fig. 61), les ovocytes perdent tout contact avec la membrane basale et se trouvent dans la lumière de l'acinus. Leur diamètre atteint 80 μm et leur forme est arrondie. Des filaments friables, avec des granules, apparaissent dans le noyau. Ces chromosomes faiblement colorés par le Feulgen, sont spiralés.

La zone périnucléaire et l'enveloppe nucléaire des ovocytes de stades III et IV méritent une attention particulière (32). Au lieu des structures fibrillaires formant la zone périnucléaire, on voit apparaître des petites vésicules de 1 à 2 μm qui se présentent comme des saillies de l'enveloppe nucléaire, du côté cytoplasmique. On voit souvent parfaitement les canalicules unissant la cavité des vésicules à la Caryosphère. Quelques unes d'entre elles contiennent un granule dense, semblable à celui que l'on voit sur les chromosomes et dans le nucléole. Des granules et des vésicules sont abondamment disséminés dans le cytoplasme. Ils sont tout à fait distincts par leur taille et leur couleur des granules vitellins. C'est, sans doute, un procédé intensif de sécrétion du matériel nucléaire dans le cytoplasme, définitivement prouvé par le microscope électronique (31). Les gonades, complètement mûres de la moule de Gray et du pecten de Yeso, contiennent une grande majorité d'ovocytes au stade IV et ceux-ci sont émis dans l'eau au moment du frai.

2. MORPHOLOGIE DE LA SPERMATOGÈNESE

La spermatogénèse est le processus par lequel les cellules diploïdes de l'animal se muent en spermatozoïdes, haploïdes, spécialisés, libres et mobiles. A l'inverse des recherches sur l'ovogénèse qui sont variées et étendues, les données sur la spermatogénèse, surtout chez les Bivalves, sont bien plus modestes. Nous devons, cependant, à la vérité que la situation dans ce domaine a été quelque peu rétablie au cours des dernières années et que l'on a obtenu des résultats remarquables dans l'étude de la spermatogénèse, notamment dans celle de la formation des spermatozoïdes ou spermogénèse. Un résumé de ces données figure dans la monographie de Danilova (35).

Les spermatogonies se reconnaissent nettement dans les gonades du pecten de Yeso et de la moule de Gray (Fig. 62), mais on y voit rarement des mitoses (61). Ce sont les plus grosses cellules de la gonade et elle s'étendent en 3-4 rangées au début de la maturation, en une seule rangée à la fin. Visiblement, la rangée de spermatogonies, qui adhèrent à la membrane basale, se compose de très petites cellules qui prolifèrent à chaque nouveau cycle sexuel. La taille des spermatogonies varie de 7 à 11 μm , les plus petites étant celles du pecten (7-8 μm) et les plus grosses, celles de la moule (10-11 μm). Le noyau de la spermatogonie, accolée à la paroi, est arrondi, parfois lobulé et pauvre en chromatine. De petits grains d'ADN y sont distribués sans ordre apparent. Les noyaux incorporent activement la ^3H - thymidine (62). Le petit nucléole (1,9 μm) est riche en ARN. Les mitochondries, abondantes dans le cytoplasme, forment souvent des agrégats. Le système vacuolaire est peu développé : il est représenté par des canaux lisses, séparés, des vésicules, des dictyosomes peu abondants, comptant 4 à 5 membranes serrées et un nombre limité d'inclusions. Il y a beaucoup de ribosomes et ils forment très fréquemment des polysomes que l'on rencontre le plus souvent, dans la région périnucléaire. Les spermatogonies incorporent la ^3H -uridine et déploient une grande activité de synthèse. Il y a des formations membranaires, remplies d'un matériel très dense aux électrons, à la périphérie de la cellule. On peut considérer comme des propriétés cytochimiques caractéristiques des spermatogonies, la présence de polysaccharides neutres, de glycogène et de triglycérides dans leur cytoplasme, la faible concentration de protéines basiques du noyau et la

localisation prépondérante de l'ARN dans la région périnucléaire. On rencontre parmi les spermatogonies du pecten, durant une période de prolifération active, de 5 à 10 % de cellules plurinucléées (Fig. 63). Elles sont souvent bi-nucléées, plus rarement pourvues de cinq éléments nucléaires. Dans la même cellule, les noyaux peuvent être isomorphes avec une chromatine de densité identique. Mais parfois, les spermatogonies plurinucléées contiennent des noyaux de taille et de densité électronique différentes, pauvres ou riches en chromatine, avec une concentration en ADN pouvant varier de 2 à 32 fois. Cette spermatogénèse atypique a donné lieu à des interprétations différentes. Les cellules plurinucléées, du fait des changements visibles dans le noyau, ne donnent pas de spermatozoïdes normaux et périssent, en majorité, au cours des étapes suivantes du développement. On les considère ainsi comme des éléments pathologiques (35). Mais toutes les spermatogonies plurinucléées ne s'écartent pas radicalement de la normale. On n'a pas réussi, au contraire, à démasquer de quelconques changements dans une série de cellules, que ce soit par des recherches structurales, histochimiques ou autoradiographiques. C'est pourquoi quelques auteurs considèrent que le phénomène plurinucléaire est, au niveau des spermatogonies, un processus tout à fait normal de formation du matériel sexuel (61).

La spermatogonie est une cellule en évolution. Il n'y a pas de différences accusées entre elle et le spermatocyte en préméiose. Seul l'accès de la cellule à la prophase de première division la désigne comme un spermatocyte de premier ordre. Celui-ci est une cellule arrondie, ayant un diamètre d'environ 7 μm , c'est à dire un peu plus petite que la spermatogonie. Le noyau volumineux et globuleux (4-5 μm) du spermatocyte présente une chromatine dispersée en mottes (Fig. 64). Le nucléole, unique, est riche en ARN et disparaît au stade de la diacynèse. La totalité de l'ADN est localisée dans les chromosomes pendant la prophase de la méiose (Fig. 65) ; pendant la diacynèse, leurs constituants doubles ou "bivalents" apparaissent comme des bâtonnets très vivement colorés par le Feulgen. Très souvent, on trouve au milieu des cellules en prophase, des spermatocytes au stade pachytène.

Les expériences d'autoradiographie ont indiqué que la synthèse d'ADN était plus active dans les spermatocytes en interphase : La ^3H -thymidine ne s'incorpore, à la prophase, qu'aux chromosomes de certaines cellules. L'ARN est synthétisé dans le noyau au stade pachytène. On n'a pas pu déceler la formation d'ARN dans le cytoplasme, ce qui est en rapport avec le faible développement de l'appareil de synthèse cytoplasmique : le réseau endoplasmique est représenté par de petites vésicules clairsemées, à contours lisses et par des citernes. Les ribosomes, en règle générale, ne forment pas de polysomes, mais l'intensité de la réaction cytochimique pour l'ARN reste élevée pendant toute la prophase. L'appareil de Golgi consiste en quelques dictyosomes, renfermant des paquets de membranes aplaties et des vacuoles relativement larges, contenant du matériel dense et du matériel transparent.

Il y a quelques différences d'aspect entre les spermatocytes de premier ordre du pecten et de la moule. On trouve des formations membranaires de trois types différents dans les noyaux des spermatocytes en interphase et en prophase chez le pecten : a) une membrane continue entoure une substance de faible densité électronique ; b) une membrane semblable enveloppe une structure membranaire multilamellaire, immergée dans une matrice homogène claire ; c) une double membrane entoure une substance dense aux électrons avec une vacuole centrale (63). On pense que

les inclusions nucléaires sont le résultat, soit d'une élimination par le caryolemme, soit de processus génératifs au sein du noyau du spermatocyte (34, 35, 63).

On observe dans le spermatocyte de premier ordre des modifications cytochimiques assez tranchées par rapport aux cellules de la génération précédente. Ce sont d'abord les mucopolysaccharides neutres qui disparaissent complètement, tandis que les inclusions lipidiques ne sont conservées qu'à l'état de traces. Dans le noyau, la concentration des protéines basiques augmente brusquement, en particulier, dans les chromosomes, mais un peu moins dans le nucléole.

Les spermatocytes de deuxième ordre, issus de la première division de maturation, ont un cycle vital court et pour cette raison on les observe rarement dans les acini. Ce sont des cellules de 5 à 6 μm avec un noyau globuleux, entouré d'une étroite bande de cytoplasme, pauvre en organelles et en ARN. L'ADN apparaît au Feulgen, sous forme de gros grains. Avec la technique de Brachet, les filaments chromosomiques prennent une couleur bleu-vert. La concentration élevée en protéines basiques formant, soit un réseau (après la mitose), soit une masse dense et homogène (avant la mitose), l'absence totale de glycogène et de lipides, la cessation de tous les processus de synthèse, caractérisent les spermatocytes de deuxième ordre. Ils n'incorporent pas les précurseurs ni de l'ADN, ni de l'ARN, ni plusieurs acides aminés (62).

Chez les Bivalves, il y a dans la chromatine des noyaux, un mélange complexe de protéines (501). En dehors des histones et des protamines typiques, sont également présentes des protéines avec des propriétés intermédiaires. Leur composition et leur rapport sont différents pour presque chaque espèce. C'est vrai pour le pecten et la moule. Bien qu'il n'existe pas de critères histochimiques pour déterminer la composition des protéines basiques, l'opacité et la structure différentes des noyaux des spermatocytes de deuxième ordre chez ces animaux indiquent bien l'existence de différences spécifiques.

Par opposition aux spermatocytes de deuxième ordre, la génération suivante de cellules ou spermatides représente des éléments relativement durables, avec une taille et une forme différentes, en relation avec la maturation. Les spermatides proviennent de la deuxième division de maturation *. Tout au début de la spermiogénèse, les spermatides ont encore une forme arrondie avec un diamètre approximatif de 3 μm . Un noyau globuleux (2 μm) occupe la plus grande partie de la cellule. Tout autour, une mince enveloppe de cytoplasme contient les mitochondries, dispersées sans ordre, les vésicules du réseau endoplasmique et un assez grand nombre de ribosomes libres. Le dictyosome, avec des vésicules denses aux électrons, se trouve à la base du noyau. Les deux centrioles, proximal et distal, sont rattachés à la membrane cellulaire. Au cours de la différenciation de la spermatide, les vésicules pro-acrosomiennes du dictyosome fusionnent en une seule vacuole acrosomienne. Celle-ci s'invagine dans la demi-sphère antérieure du noyau et se transforme en un acrosome allongé en forme de quille. Le réticulum endoplasmique disparaît de la cellule. La condensation de la chromatine s'accroît dans le noyau. Les granules d'ADN se confondent en une tache unique, de couleur vive avec le Feulgen. La concentration des protéines basiques s'élève brusquement.

* n.d.t. : 1ère division de la méiose.

Une réduction du nombre de mitochondries a eu lieu au milieu de la spermiogénèse : les cinq mitochondries qui restent entourent le noyau, s'élargissent et ont des cloisons bien développées. Le centriole distal développe un flagelle. Les premières cellules sexuelles mûres se forment au centre de l'acinus chez le pecten et la moule. Les spermatozoïdes (Fig. 66) ont une petite tête, un cou et une queue. La tête est formée par le noyau basal avec une chromatine condensée et une forte concentration de protéines basiques. L'acrosome est situé sur le bord antérieur de la tête. La pièce intermédiaire se détache postérieurement, traverse un canal et s'enroule en spirale au dessus du centriole proximal. Le centriole distal se trouve à angle droit avec le centriole proximal. Il forme le fouet dans lequel on reconnaît 2 paires centrales et 9 paires périphériques de fibrilles. Chez la moule, on a décelé, au milieu des spermatozoïdes, des cellules à faible concentration de chromatine dans le noyau (42). Il s'agit certainement de formes pathologiques atypiques, qui ne participent pas à la fécondation.

Une série complète de dispositifs morphologiques et des cellules spéciales possédant une grande réserve de deutoplasme assurent le synchronisme du développement des spermatozoïdes et des processus trophiques. Les cellules spermatogènes, des spermatogonies aux spermatides, sont unies entre séries homologues par des ponts cytoplasmiques (249). Elles forment, pour cette raison, un tissu syncithial. La présence de ponts ou d'anneaux contractiles permet donc un développement synchrone des grands groupes cellulaires. De plus, les ponts cytoplasmiques apparaissent comme les voies de transport des substances trophiques. Au fur et à mesure que le nombre de cellules augmente dans l'acinus, sa membrane basale forme des plis longs et étroits, auxquels les éléments sexuels des différentes générations sont fixés. Les cellules, proches de la membrane, reçoivent directement de l'hémolymphe le matériel trophique qu'elles transfèrent en partie aux cellules homologues par les ponts cytoplasmiques. On pense que les larges canaux (1,5 μ m) des anneaux contractiles permettent, non seulement le passage des colloïdes, mais aussi celui d'organelles entières, comme par exemple des mitochondries (33). Les anneaux contractiles disparaissent dans la première moitié de la spermiogénèse, parallèlement à la réduction des organelles du cytoplasme.

On trouve dans la gonade mâle, à côté du matériel sexuel, des cellules dotées d'une autre morphologie. Chez le pecten de Yesso, ce sont des globulocytes dont le nombre n'est pas très élevé. Chez la moule, ce sont des cellules chargées d'inclusions lipidiques et surtout de phospholipides. Le nombre de ces cellules est variable en fonction des différentes saisons de l'année. Il est très élevé au début de la spermatogénèse et très faible à la fin. On peut constater, à propos de la fonction trophique de ces cellules, que les éléments sexuels, spermatides et spermatozoïdes, qui n'ont pas les moyens des spermatogonies ou des spermatocytes pour recevoir des substances nutritives, se groupent près de ces cellules. Comme chez les femelles, ces cellules nourricières peuvent prendre part aux processus de phagocytose et de résorption (65), régularisant ainsi le nombre de cellules sexuelles de l'acinus (22).

On constate, ainsi, que la spermatogénèse du pecten de Yesso et de la moule de Gray, aux quelques détails près que nous avons cités, se déroule de la même manière. Chez ces deux animaux, on distingue avec précision et consécutivement dans la gonade mâle, des spermatogonies,

des spermatocytes de premier et deuxième ordres, des spermatides avec leur diversité morphologique et des spermatozoïdes qui apparaissent très tôt au centre de l'acinus. C'est parce que les mécanismes de formation des cellules homologues ne coïncident pas au même moment dans la gonade mâle de la moule et dans celle du pecten, que ces gonades ont une morphologie différente pendant la même saison chez ces deux espèces.

3. CYCLES DE REPRODUCTION

Les cycles de reproduction sont l'exemple caractéristique de la rythmicité des processus biologiques dans les êtres vivants. Chez les Bivalves, comme chez d'autres animaux marins, non seulement l'appareil reproducteur, mais d'autres organes aussi subissent des changements cycliques pendant l'intervalle de temps qui s'écoule entre deux émissions de gamètes. Bien plus, l'organisme tout entier de l'animal passe par divers stades d'activité fonctionnelle tout au long du cycle de reproduction.

L'activité du système digestif s'intensifie en période de grande croissance des ovocytes, particulièrement pendant la synthèse du vitellus, la consommation d'oxygène augmente et la respiration des tissus se trouve renforcée (374). Le rapport entre la composition ionique des cellules et du liquide coelomique change (507). Il se produit aussi une mobilisation du matériel trophique depuis l'intestin et la glande digestive, dont le taux en lipides est d'environ 20,5 % chez les Mollusques (69). La composition en lipides des organes change quantitativement (503) comme celle en acides gras (76, 77). On note pendant toute la durée de la gamétogénèse des variations synchrones du poids de la glande digestive. Dès le début de la croissance des ovocytes, son poids diminue pour atteindre une valeur minimale juste avant l'émission des gamètes. Au moment du frai et après celui-ci, le poids de la glande digestive remonte (477). Dans l'hémolymphe, la concentration des glucides, lipides et protéines augmente au plus fort de la gamétogénèse et décroît vers la fin (513), l'entrée de ces substances dans la gonade s'en trouvant renforcée (523).

Chez la moule, on peut noter que, pendant la période de maturation, le métabolisme de base est élevé et qu'il y a croissance linéaire alors que celle-ci est interrompue pendant le repos sexuel. Le taux des protéines, lipides et glucides s'abaisse fortement dans l'organisme de l'animal après l'émission des gamètes et ne remonte qu'au début de la croissance cellulaire (29). Chez le pecten, l'intensité de la nutrition et de la croissance coïncide parfaitement avec certaines phases du cycle de reproduction. C'est vers la fin de la croissance des ovocytes que ces intensités s'expriment le mieux. La fonction la plus importante de l'animal, la multiplication des cellules sexuelles est, de la sorte, assurée par tous les systèmes de l'organisme. C'est pourquoi la morphologie de la glande génitale, ses changements structuraux au cours du cycle de reproduction, peuvent servir d'indicateurs de l'activité vitale de l'animal.

Gamétogénèse et milieu

Les facteurs du milieu externe, lumière, pression de l'eau, salinité, concentration des ions dissouts, peuvent agir à des degrés

différents sur l'organisme et son système reproducteur. Mais aucun de ces facteurs n'agit sur les Invertébrés marins aussi puissamment que la température qui détermine le niveau de l'activité générale et reproductrice (87, 260, 268, 269).

Les animaux marins poïkilothermes montrent une sensibilité différente au chaud et au froid. En règle générale, leur adaptation est plus rapide pour une élévation de la température que pour un abaissement (116). Chez ces animaux, dans des limites comprises entre le point de congélation du protoplasme et + 40°, la température accélère les réactions enzymatiques conformément à la loi de Van't Hoff - Arrhénius, c'est à dire qu'une élévation de 1° de la température accélère le cours d'une réaction de 9,6 %, ce qui correspond à $Q_{10} = 2$.

La plupart des chercheurs considèrent que le rythme de l'activité reproductrice dépend de la température et se trouve lié à ses hausses ou baisses (56-58, 170, 385, 386, 398). Quelques Mollusques bivalves peuvent se reproduire plusieurs fois par an si les conditions de température et d'alimentation le permettent. Ainsi, Mytilus edulis, sous des latitudes nordiques, ne se reproduit qu'une seule fois, mais dans les eaux tièdes des mers méridionales, elle se reproduit à plusieurs reprises. L'allongement du cycle sexuel d'Ostrea edulis et de Crassostrea virginica est multiplié par 2-2,5, lorsque la latitude de l'habitat s'accroît et que la température s'abaisse parallèlement (385).

En général, l'élévation de la température accélère la croissance des gamètes et raccourcit la durée du cycle sexuel, tandis que l'abaissement de la température freine la gamétogénèse (477, 553). C'est la raison pour laquelle on utilise la température comme facteur de stimulation de la maturation sexuelle, afin d'obtenir expérimentalement des gamètes d'huîtres et de pétoncles. La multiplication, la croissance et l'émission des gamètes ont été obtenues en plein hiver chez Crassostrea virginica et Mercenaria mercenaria par un accroissement propice de la température (382, 383). De plus, on peut, sous l'influence de la température et d'une alimentation suffisante, obtenir plusieurs émissions de gamètes du même animal. Mais une quelconque température positive, sauf si elle est optimale pour l'espèce, ne peut nécessairement entraîner un effet (96). Si le réchauffement de l'eau sort des limites des températures d'adaptation de l'espèce, la gamétogénèse se trouve alors profondément troublée. Dans des expériences sur Pecten irridans, on a montré que le maintien des animaux dans une eau à 32°, conduisait à la formation de cellules sexuelles anormales et parfois à l'inversion de la gonade femelle en gonade mâle (385). Ces faits montrent bien que des températures positives, si elles ne sont pas adaptées à l'espèce, ne peuvent stimuler la gamétogénèse. D'après Kaufmann (58), l'ovogénèse débute chez les Invertébrés de la Mer Blanche à une température élevée, la croissance des ovocytes se poursuit lorsqu'elle s'abaisse et la synthèse du vitellus a lieu à basse température. Chez les animaux arctiques, vivant à une profondeur de 100 m et plus, le cycle reproducteur tout entier se déroule au dessous de 0°. Chez les Invertébrés de grande profondeur, parmi lesquels on compte des Bivalves, les cellules sexuelles se développent à des températures positives mais qui n'excèdent pas 4°. Toutefois, dans chaque cas, des chutes de température parfois peu perceptibles, sont importantes pour la différenciation du matériel reproducteur.

Chez le pecten de Yeso, la prolifération des ovogonies a lieu 2 fois par cycle : la première fois lorsque la température s'abaisse, la

deuxième, lorsqu'elle s'élève. La croissance des ovocytes et la vitellogénèse qui se produisent à des températures basses, se maintiennent à des températures qui s'élèvent graduellement (37). Les lois sont les mêmes pour la moule, c'est à dire que les poussées de prolifération des ovogonies, la croissance des cellules et la vitellogénèse ont lieu lors des changements de température (39). On suppose qu'il faut une certaine somme de températures pour la réalisation de chaque stade (58). La somme des températures nécessaire à la division des ovogonies est la plus faible (12-21 %) ; elle est de 31-39 % pour la croissance des cellules et de 40-57 % pour la vitellogénèse, en pourcentage de la somme globale des températures nécessaire à la totalité du cycle reproducteur.

La modélisation des températures auxquelles s'accomplit la gamétogénèse de la moule de Gray a permis de stimuler en milieu expérimental l'activité reproductrice des Mollusques et d'obtenir en 2 à 3 mois, des gamètes tout à fait normaux, ce qui dans le milieu naturel exige un temps bien plus long (96).

La nourriture apparaît comme le second facteur important pour assurer une gamétogénèse normale : elle est indispensable à l'organisme pour couvrir les dépenses de croissance des cellules sexuelles. L'abondance de la nourriture est la base de la croissance des gamètes ; parallèlement, le jeûne freine la gamétogénèse, bien qu'il ne l'interrompe pas en fin de croissance des ovocytes. Mais le jeûne bloque complètement le début de la gamétogénèse, c'est à dire la multiplication des ovogonies et des spermatogonies (268, 437). Dans le milieu naturel, l'élévation de la température est généralement associée à l'abondance de la nourriture, puisqu'elle active la reproduction des organismes qui servent de matériel trophique aux Bivalves. En fin de compte, on considère que la température est le facteur inducteur de la reproduction, c'est à dire le facteur causal et qu'en même temps, la nourriture est le matériel de construction.

L'abaissement tout comme l'élévation de la salinité trouble la gamétogénèse (48, 549). Mais il est impossible d'abaisser la salinité de l'eau de mer avec son volume colossal, même par des pluies longues et abondantes. Cependant, les eaux littorales, surtout celles des estuaires, sont fortement dessalées aux Indes en période de moussons et en Australie par les longues pluies d'hiver. La gamétogénèse des Bivalves se trouve alors, dans ces conditions, interrompue (268). Quelques huîtres d'estuaires, comme Crassostrea virginica ont une assez grande sensibilité aux changements de salinité. Les expériences ont montré que chez ce Bivalve, la croissance des produits sexuels cessait pour un abaissement de la salinité à 5 ‰ ; le processus reprend, lorsque la salinité remonte à 7,5 ‰ (268).

La photopériode semble le facteur idéal de synchronisation des processus biologiques. Sa durée change au cours de l'année sous une même latitude avec la même régularité. Les différences dans la longueur de la photopériode s'accroissent de l'équateur aux pôles. C'est pourquoi la durée d'éclairement peut servir d'indicateur au début de la saison *. Dans le milieu naturel, l'allongement de la photopériode coïncide avec l'élévation de la température de l'eau. Pour cette raison, le rapport, cité dans la littérature, entre la gamétogénèse et la photopériode chez

* n.d.t. : reproductrice.

les Invertébrés marins, paraît discutable et peu convaincant. La possibilité de confusions de ce genre se trouve confirmée, par exemple, par les longues observations sur la reproduction du chiton Katharina tunicata. Pendant 9 ans, le cycle reproducteur de ce Mollusque a été lié à la photopériode. Mais la dixième année, il s'est produit, dans le golfe Monterrey, un réchauffement inhabituel de l'eau à la suite duquel on a enregistré trois cycles successifs de reproduction (268).

Les expériences faites sur les étoiles de mer n'ont pas montré non plus, une influence de la lumière sur la gamétogénèse. La durée du cycle est restée la même pour les animaux maintenus à la lumière ou à l'obscurité. Seuls, les mâles d'oursins Strongylocentrotus purpuratus ont fait preuve d'une stimulation étonnante de la maturation des spermatozoïdes pour une photopériode comportant 6 h de lumière (268).

Les facteurs du milieu extérieur sont donc capables d'avoir une influence très grande ou très faible sur la gamétogénèse des Invertébrés marins, notamment sur l'activité génitale des Mollusques Bivalves. L'importance d'un même facteur est, cependant, loin d'être identique pour tous les animaux. Pour le pecten, qui est mobile, les variations locales de la salinité, par exemple, n'ont pas la même importance que pour la moule, fixée en bancs : il peut abandonner une zone qui se révèle inappropriée à ses besoins vitaux. La moule, adaptée, évidemment, à un milieu dont les paramètres changent partiellement très largement, doit s'accommoder de très brusques variations de la salinité. Néanmoins, il apparaît que le facteur inducteur et synchroniseur de la gamétogénèse avec le milieu externe est la température, pour le pecten comme pour la moule et bon nombre d'Invertébrés marins.

Maturité sexuelle des Mollusques

La croissance générale et le développement sexuel des Mollusques sont déterminés dans l'ensemble par le milieu où ils vivent et les rythmes de croissance de l'animal traduisent objectivement l'influence des facteurs écologiques sur l'ontogénèse.

En ce qui concerne la croissance et le développement de la moule de Gray, la gamme de températures propices varie de 8° à 18°. Mais déjà à 10°, la croissance de l'animal est ralentie et s'arrête en dessous de 8° (119). Le poids des Mollusques s'accroît de plus du double à des températures positives jugées favorables par rapport à des températures plus basses (59).

Les Mollusques marins se développent mieux dans une eau de salinité déterminée (131). Ainsi, le seuil optimal de la salinité correspond à 25 ‰ pour Crassostrea virginica (385). La moule de la mer Blanche s'acclimate fort bien à une eau de salinité de 10 - 25 ‰, où la survie des animaux est de 100 % (71). Pour le Mollusque vivipare Littorina saxatilis, le milieu propice présente une salinité de 10 à 30 ‰ (9).

On a pu montrer sur la moule de la mer Noire que les rythmes de croissance des individus dépendaient du moment de fixation des larves. Parmi des individus de même âge, les plus vigoureux étaient ceux dont

les larves s'étaient fixées en avril ($24,4 \pm 0,5$ mm), les plus petits étant formés à partir de larves fixées en juin ($11 \pm 1,0$ mm) (49). La croissance et le développement d'un juvénile de la moule de Gray dépendent de la situation du Mollusque dans le banc (121). Les jeunes Mollusques, occupant les étages inférieurs du banc, ne rencontrent pas toujours de bonnes conditions de survie : fréquemment, l'espace que leur limitent les individus adultes, est insuffisant pour leur croissance. Des mâles nains, ayant une coquille de 15 mm et des spermatozoïdes, ont été décrits dans la composition du banc (97).

Selon un point de vue généralement admis, la maturité sexuelle de la gonade commence chez la moule de Gray lorsque la coquille atteint 50 - 52 mm, ce qui correspond à un âge de 5 - 6 ans (37, 38). Les pectens de Yeso femelles mûrissent en 3 ans et ont alors une coquille de 9 - 12 cm (4, 553). Les pecten mâles sont sexués plus tôt, en partie à l'âge de 1 an, et tous à 2 ans (532, 553).

On doit considérer le degré de différenciation de la gonade comme l'indice le plus réel de la maturité sexuelle des juvéniles (38). Le rudiment sacculiforme de la glande génitale indifférenciée apparaît chez le pecten de Yeso lorsque la taille de la coquille est de 1,5 mm. Il s'étend autour de l'intestin et l'enveloppe d'un épithélium plat et unistratifié. La formation des acini avec des cellules sexuelles, comparables aux ovogonies, a lieu lorsque le pecten a une taille de 60-70 mm. Les canaux excréteurs se forment en même temps que les acini. La gonade de pecten acquiert sa structure définitive quand le Mollusque mesure 80 à 90 mm. Les acini contiennent un matériel reproducteur mûr chez les mâles plus tôt que chez les femelles.

Chez la moule de Gray, pour une taille de la coquille de 9 mm, l'ébauche encore indifférenciée de la gonade consiste en quelques plis recouverts par un épithélium prismatique de cellules hautes ou petites (97). Par la suite, ces plis s'épaississent, s'allongent, se transforment en canaux couverts d'un épithélium cilié. Des bourgeons compacts se forment au-dessous, dans le tissu conjonctif, à partir de grosses cellules basophiles. Les premiers acini prennent la place des bourgeons avec des lumières en forme de fente et des parois assez épaisses lorsque les animaux mesurent 30 mm. Certains acini s'ouvrent dans les canaux. La glande génitale achève son complet développement et sa maturité, chez la moule mâle, lorsque la coquille mesure 36 mm et chez la moule femelle lorsqu'elle atteint 50 mm.

Des recherches d'anatomie microscopique ont permis d'apporter des précisions supplémentaires sur le moment où s'accomplit la première maturité sexuelle du pecten et de la moule : chez ces deux espèces, les mâles sont mûrs avant les femelles, mais pour le pecten, la période de maturation est deux fois plus courte que pour la moule. On admet que la période de formation de la gonade, depuis sa différenciation jusqu'à l'apparition des premières cellules sexuelles, est le stade juvénile, soit le stade 0 du développement sexuel.

Dynamique de la composition cellulaire de la gonade et croissance des ovocytes chez le pecten

Après l'émission des gamètes qui commence en mai et ne dure pas plus d'un mois et demi, le pecten de Yeso se trouve en repos sexuel

relatif jusqu'à la mi-octobre. La gonade a une taille réduite, peu de tonus et elle est presque transparente. Au cours de ces trois mois et demi, la paroi de la gonade s'est froncée en plis peu profonds. Dans la lumière des acini en déclin, les cellules reproductrices mûres, conservées après le frai, se détruisent rapidement. En juin, les glandes génitales du pecten contiennent essentiellement les cellules de l'épithélium germinal et quelques ovogonies (Tabl. 9). On y rencontre très rarement des ovocytes de stade I. Les plus grosses cellules, qui sont des ovocytes de stade II, sont fixées à la membrane basale. Elles sont peu nombreuses immédiatement après le frai, mais leur nombre augmente à la fin du repos sexuel, qui correspond pour le pecten de Yesso au réchauffement maximal de l'eau dans le Golfe Pierre le Grand. Il est très probable que les températures élevées ne conviennent pas et agissent négativement sur l'activité reproductrice du Mollusque.

A partir de la mi-septembre et pendant le mois d'octobre, les gonades du pecten prennent une teinte mate ou légèrement rosée. La lumière des acini s'arrondit et s'élargit. Le nombre de cellules germinales s'accroît et la formation d'ovogonies s'intensifie (Tabl. 9). Il y a plus d'ovocytes au stade I que dans les mois précédents. Ces cellules commencent rapidement à se développer, ce qui a pour résultat d'accroître en octobre le nombre d'ovocytes aux premiers stades de grande croissance. Ils deviennent alors piriformes et se disposent en une seule rangée contre la paroi de l'acinus. Le tissu conjonctif s'épaissit notablement autour de l'intestin. Il s'en détache des globulocytes qui migrent vers la gonade.

En hiver, les glandes génitales du pecten prennent des proportions importantes. Elles sont denses, orangées * et occupent une grande partie de la cavité palléale. Mais la croissance de la gonade s'interrompt : les gonades contiennent en hiver, un grand nombre d'ovogonies, mais manquent d'ovocytes de stade I, ce qui incline à penser à une inhibition des processus de différenciation. En même temps, les acini renferment une assez grande quantité d'ovocytes de stades III et IV. Les ovocytes libres et une grande partie des gamètes fixés subissent une atresie suivie de lyse qui touche, non seulement les cellules en train de se développer, mais aussi des ovogonies. Le résultat de la destruction d'une partie des gamètes et du ralentissement de la croissance des ovocytes de stade II est que le volume moyen des cellules reste pratiquement stationnaire pendant l'hiver. La couche conjonctive de l'intestin, contiguë à la gonade se développe beaucoup et comporte de nombreux globulocytes.

Février est, pour le pecten, le moment où la gamétogénèse est la plus active. Les glandes génitales sont gonflées, compactes, orange vif. La formation des cellules reproductrices s'intensifie dans les acini les plus gros. La diminution du nombre de cellules de l'épithélium germinal indique qu'elles se divisent activement en ovogonies. Des ovocytes de stade I, en début de prophase de méiose, réapparaissent. Tous les types cellulaires de grande croissance sont présents. Comparativement au mois de janvier, le nombre d'ovocytes de stade III a diminué, ce qui est lié à leur résorption, bien qu'elle s'exprime moins intensément en février. Le tissu conjonctif autour de l'intestin est très épais : de grandes

* n.d.t.: ne pas oublier que Patinopecten yessoensis est gonochorique. La gonade femelle a une couleur orange. La gonade mâle a une couleur blanche ou ivoire.

quantités de globulocytes migrent dans les acini où des cellules, encore assez nombreuses, sont résorbées.

La densité et les dimensions des gonades s'accroissent encore en mars. Le nombre et la taille des acini augmentent ; les couches de tissu conjonctif qui les séparent disparaissent presque complètement. La formation d'ovogonies se poursuit intensément et la quantité d'ovocytes de stade I est à peu près la même qu'en février, ce qui montre l'intensification de la gamétogénèse. Cela confirme la vitesse des processus de croissance dont la conséquence est l'apparition d'ovocytes libres de stade IV. Toutefois, ces cellules se rencontrent principalement dans les acini à la périphérie de la gonade. On peut aussi observer dans ceux-ci la dégénérescence d'une partie des gamètes mûrs.

En avril, les glandes génitales du pecten sont pleines, distendues et colorées en rose vif. Elles occupent la majeure partie de la cavité palléale. Dans les acini de taille maximale, aux parois minces, dominent des ovocytes de stades III et IV. Les ovogonies et les ovocytes du stade I sont plus rares.

La gonade atteint sa taille maximale au moment de l'émission des gamètes. La masse principale des cellules est constituée d'ovocytes de stades III et IV. Un petit stock de cellules germinales, présentes dans l'acinus, sera visiblement utilisé au cours du cycle reproducteur suivant.

La croissance, c'est à dire l'accroissement du volume des cellules (de 10 à 100 fois) apparaît comme l'indice marquant du développement des ovocytes. Le calcul mensuel des moyennes de taille des cellules sexuelles qui se développent pendant l'année constitue en même temps un critère du développement de la gonade. Comme on le voit sur la figure 67, le rythme de croissance des cellules est très variable au cours de l'année. Ces variations refléchissent l'état du milieu ambiant et d'une manière très importante les conditions de température. La croissance cellulaire commence en août, s'interrompt fin octobre. Le volume des ovocytes est en moyenne au départ de $1561 \pm 192 \mu\text{m}^3$ et augmente de près de 20 fois pendant cette période ($29357 \pm 1746 \mu\text{m}^3$). En novembre-décembre, alors que la température de l'eau est très basse ($+3^\circ - -1,5^\circ$), la croissance des ovocytes est pratiquement bloquée. Elle redémarre en février et s'achève en mai, c'est à dire au moment de l'émission des gamètes. Pendant cette période, le volume moyen des ovocytes passe de $40547 \pm 20337 \mu\text{m}^3$ à $110779 \pm 58646 \mu\text{m}^3$. Le coefficient de variabilité élevé indique de fortes variations dans la taille des ovocytes. Ce phénomène est lié à leur croissance asynchrone, du fait qu'ils proviennent d'ovogonies de populations saisonnières différentes (d'automne et de printemps).

Un rôle très important dans le métabolisme de l'ovocyte est dévolu au noyau (30, 31). Le volume moyen des noyaux augmente énormément au cours de l'année, passant de $456 \pm 197 \mu\text{m}^3$, au début de la croissance, à $75697 \pm 12077 \mu\text{m}^3$, à la fin de celle-ci. La courbe représentant la dynamique du volume nucléaire moyen correspond, dans l'ensemble, à la courbe qui traduit les variations du volume cellulaire moyen, c'est à dire qu'il y a une corrélation très positive entre la croissance de la cellule et le noyau. En relation avec ce principe, les rapports nucléoplasmiques ne varient (en diminuant) qu'au début de la croissance et restent au même niveau à tous les autres stades. Les volumes moyens du nucléole présentent une valeur maximale en mars, puis

diminuent assez rapidement en deux mois jusqu'à une valeur minimale. Sachant que la synthèse des protéines se produit dans le noyau des ovocytes, que le nucléole apparaît comme le producteur principal et le centre de synthèse des ribosomes, on peut sur la seule base de la taille de ces organelles juger de la chronologie et de l'activité de synthèse dans la gonade du Mollusque. Cette activité atteint globalement sa valeur la plus élevée en mars et s'amortit graduellement jusqu'à l'émission des gamètes. Le vitellus protéique est élaboré pendant l'intervalle de temps où les dimensions moyennes du nucléole sont les plus grandes. La diminution de ces valeurs montre alors que la gonade est prête à frayer.

Le graphique qui représente les volumes moyens des ovocytes, de leurs noyaux et nucléoles, montre bien la croissance et le développement des ovocytes et donne aussi l'image de l'état de la gonade tout au long du cycle reproducteur, depuis la prolifération cellulaire jusqu'à l'émission des ovocytes à maturité.

Dynamique de la composition cellulaire de la gonade et croissance des ovocytes chez la moule de Gray

On observe chez la moule et chez le pecten, avec la progression de la maturation, des processus cycliques de formation. Les glandes génitales du Mollusque sont flasques, orange et ont peu de tonus, en septembre, après le frai. Le tissu conjonctif de la gonade est bien développé, dense et les petits acini contiennent des ovogonies, des ovocytes de stades I et II, tandis que les ovocytes de stade IV, qui n'ont pas été expulsés, subissent une résorption (Tabl. 10). Chez la moule, la période de repos sexuel est très courte, commence dans la deuxième ou la troisième décennie de septembre et ne se prolonge pas au delà de deux semaines.

En octobre, les glandes génitales des jeunes moules sont jaune vif et ont un tonus élevé. Les gonades des individus âgés sont flasques et jaunâtres. La quantité d'ovocytes augmente dans l'acinus : un petit nombre d'entre eux achève sa croissance et quelques grandes cellules sont soumises à des phénomènes de résorption. Pendant le mois de novembre, les gonades demeurent compactes et ont une teinte vive, orange. Il y a dans les acini, à côté des ovogonies, des ovocytes à différents stades de développement. La majorité de ces cellules semblent en début d'accroissement protoplasmique. Le nombre de cellules en fin de croissance est plus élevé que le mois précédent. Des ovocytes libres sont aussi en état de profonde nécrobiose. En décembre, les glandes génitales sont pleines et gonflées. Les acini ont des parois minces et sont tassés les uns contre les autres. Le tissu conjonctif de la gonade est presque entièrement résorbé. On trouve, alors, dans les acini, beaucoup d'ovogonies et d'ovocytes à tous les stades de croissance. Il y a des cellules parfaitement indifférenciables d'ovocytes en période de frai et parmi celles-ci beaucoup d'éléments sont atrésiques. L'apparence des gonades de la moule ne se distingue pratiquement en rien au cours du mois de janvier de celle qu'elles avaient en décembre. Les ovogonies prolifèrent dans les gonades, les jeunes ovocytes croissent et la résorption des cellules qui ont achevé leur croissance, progresse. Les glandes génitales du Mollusque sont orange et pleines en février. Leur épithélium s'accroît et de nouveaux acini se forment. Les ovocytes en début de croissance dominant, mais le nombre d'ovocytes libres diminue, du

fait de la poursuite de la résorption. Au mois de mars, les gonades pleines et compactes ont une couleur orange vif. Elles occupent toute la cavité palléale. Dans les acini volumineux, ce sont les cellules de l'épithélium et les ovogonies qui sont les plus fréquentes. La taille des ovocytes s'accroît de manière insignifiante. La masse principale des gros ovocytes est résorbée. La plupart des cellules de la nouvelle génération se trouve au stade de pré-vitellogénèse. Les gonades de la moule gonflent énormément au mois d'avril, et deviennent particulièrement denses, avec une couleur orange vif ou rose. Chez quelques animaux, le bord du manteau prend aussi une couleur rouge vif. Les acini parviennent à une taille maximale et leurs parois sont distendues et amincies. Le tissu conjonctif se trouve complètement résorbé. Les ovogonies sont rares. Parmi les ovocytes, les cellules dominantes sont celles qui achèvent leur croissance et leur vitellogénèse. L'émission des gamètes commence pour la moule de Gray en mai. La lumière des acini est alors occupée par des ovocytes de stade IV (Tabl. 10). En plus de ces ovocytes, des ovogonies en cours de prolifération et des cellules de l'épithélium germinal s'alignent contre les parois de l'acinus et des ovocytes entrent en croissance. En juin, les moules ont déjà émis partiellement leurs gamètes, et les gonades sont, comme auparavant, à moitié pleines, à moitié vides. Le tissu conjonctif se met à proliférer entre les acini formant des cloisons assez épaisses et compactes. Les ovogonies et les ovocytes de stade II sont en nombre dominant et font saillie dans la lumière des acini. Quelques cellules qui ont achevé leur croissance et qui sont dans une phase d'élaboration du vitellus y sont mêlées. Cela revient à dire que la formation d'une nouvelle génération d'ovocytes est un caractère typique des gonades au mois de juin. La gonade de la moule semble tout à fait mûre en juillet, bien que l'on trouve en même temps des acini remplis d'ovocytes en grande croissance et des vésicules presque vides dont les parois ne comportent qu'une seule rangée de très petits ovocytes fixés. La glande occupe à nouveau, en août, tout l'espace de la cavité palléale. Elle a un tissu conjonctif réduit, des acini de taille maximale, contenant principalement des ovocytes de stades III et IV. Plusieurs acini sont à moitié vides. Une nouvelle émission d'ovocytes a lieu fin août.

La croissance des cellules, de leurs noyaux et nucléoles, obéit chez la moule aux mêmes lois que chez le pecten (Fig. 68). La différence réside dans le fait que le processus se répète trois fois dans l'année chez la première. Au début du cycle (octobre) le volume moyen des cellules sexuelles est de $10\ 198 \pm 835 \mu\text{m}^3$. Il est multiplié par 7 environ en janvier ($74\ 900 \pm 39\ 000 \mu\text{m}^3$), mais diminue d'un facteur 2, en mars, en raison de la résorption des grosses cellules. Une nouvelle vague de croissance a lieu en avril pour une température positive de l'eau et, au moment de l'émission des gamètes, en mai, le volume moyen des ovocytes a atteint sa valeur maximale ($108\ 589 \pm 46\ 664 \mu\text{m}^3$). Une troisième vague de croissance commence alors en juin, avec un volume moyen des ovocytes de $60\ 353 \pm 27\ 189 \mu\text{m}^3$. A la fin de leur croissance, c'est à dire au moment de l'émission du mois d'août, le volume de ces cellules atteint $107\ 209 \pm 54\ 744 \mu\text{m}^3$.

Il en résulte que, chez la moule de Gray, une vague d'ovogénèse entraîne une autre au cours de l'année et comme conséquence, on relève 3 pics sur la courbe de croissance des cellules. Le changement de volume des noyaux et nucléoles est lié à la croissance de l'ovocyte : le rapport nucléoplasmique s'accroît ainsi pendant la période de croissance active, ce qui revient à dire que le niveau des processus de synthèse dans la cellule est élevé. Le système reproducteur de la moule offre une plus

grande labilité que celui du pecten, du fait de l'adaptation de l'animal à la vie sédentaire. L'ovogénèse asynchrone, avec plusieurs vagues de croissance des cellules reproductrices, permet une répétition des émissions de gamètes. Ceci assure au mieux la reproduction de l'espèce, parce que l'une des générations de zygotes, au moins, peut se trouver dans les conditions écologiques les plus favorables à son développement.

On estime qu'en mariculture il y a de bonnes perspectives pour la moule en raison de son peu d'exigence quant aux conditions de vie et de la qualité de ses protéines et lipides. L'appareil génital de la moule est capable, dans des conditions écologiques adéquates, d'assurer au moins trois cycles de reproduction sans préjudices pour l'animal. On peut obtenir de la moule, d'une manière ininterrompue et par voie expérimentale, des cellules reproductrices parfaitement constituées. Cela pose la base d'une production intensive de ces Mollusques.

Processus de synthèse dans la gonade de la femelle

Des processus de synthèse, présentant un caractère saisonnier, ont lieu dans la gonade à différentes étapes de l'ovogénèse. La synthèse d'ADN précède les proliférations de l'épithélium germinale et des ovogonies. Les fonctions plastiques sont activées en période de croissance des ovocytes : la synthèse d'ARN s'intensifie, des ribosomes se forment, qui à leur tour élaborent à partir d'acides aminés les protéines spécifiques des cellules sexuelles des Mollusques. Les protéines sont utilisées par l'ovocyte, non seulement comme matériel de construction, mais aussi comme substrat régulateur et énergétique. Dans la phase la plus importante de l'ovogénèse, la vitellogénèse, une protéine vitelline de composition complexe (1) est synthétisée. En plus de ses fonctions trophiques elle contient une information pour les stades très précoces de l'ontogénèse.

Les expériences d'autoradiographie de la gonade (40) au moyen d'injections de ^3H -thymidine dans l'organisme du pecten ont révélé le marquage des cellules de l'épithélium germinale à toutes les saisons de l'année, mais avec une intensité différente. Le marquage le plus intense de ces cellules a lieu en septembre - octobre, très peu de temps avant le frai. On décèle le précurseur dans les ovogonies en septembre - octobre, en janvier, février et mars, c'est à dire aux périodes d'intense prolifération. Toutes les ovogonies ne sont pas marquées : la quantité qui l'est varie habituellement entre 25 et 50 %. On n'a pas constaté de relation entre le nombre d'ovogonies qui incorporent la ^3H -thymidine et les rares cellules en division. Cela peut s'expliquer par le fait qu'il y a parmi les ovogonies des cellules qui se développent dans des directions différentes : les éléments qui incorporent la ^3H -thymidine, se développent, vraisemblablement en cellules nourricières ou trophocytes, les cellules non marquées se différenciant elles-mêmes en ovocytes. Mais l'analyse des aspects de la prolifération présente de grandes difficultés et l'explication proposée ne va pas au delà des limites d'une hypothèse.

Comme on l'a déjà dit, la synthèse d'ARN se manifeste par le marquage des protéines formées et ce sont les ribosomes qui en sont responsables dans les jeunes ovocytes ; les expériences d'autoradiographie avec la ^3H -uridine déterminent avec précision les cellules qui synthétisent l'ARN et les saisons de l'année où cette synthèse est la plus active (Tabl. 11).

En été, après l'émission des gamètes, les cellules de l'épithélium germinatif, du tissu conjonctif et les ovogonies déploient une grande activité de synthèse. C'est particulièrement caractéristique pour le tissu conjonctif dont les cellules incorporent l'uridine tritiée, deux fois plus intensément que les autres éléments. Déjà après 30 mn d'incubation, la tache dense des grains sombres apparaît sur les fibroblastes. Le tissu conjonctif de la gonade est alors bien développé. C'est pourquoi, les processus intenses de synthèse dans les fibroblastes, produisant les protéines des fibres intercellulaires, reflètent l'incorporation de l'ARN. Le nombre de grains d'argent dans l'épithélium germinatif et dans les ovocytes reste pratiquement identique pour toutes les durées d'incubation. Dans les ovocytes de stade I, au début de la prophase de méiose, on observe le marquage tritié sur toute la longueur des chromosomes. C'est dans les ovocytes de stade II qu'il apparaît en dernier, et seulement après 4 h d'incubation. De plus, parmi ces ovocytes, quelques rares cellules seulement sont marquées. En automne, les cellules de la gonade en début d'ovogénèse incorporent l'uridine radioactive après seulement 30 mn d'incubation. Plus tard, l'apparition du marquage devient directement proportionnelle au temps d'incubation. Le nombre de traces dans les ovocytes d'automne est supérieur à celui que l'on observe dans les cellules correspondantes en été. L'uridine est, en général, incorporée dans le noyau des cellules. Dans les ovocytes de stade I on observe déjà après 30 mn d'incubation, un marquage tout le long des chromosomes, puis pour un temps plus long, un marquage intense dans ceux-ci. Une forte activité de synthèse caractérise les ovocytes de stade II. Dans ces cellules, c'est dans le noyau que l'on observe le marquage le plus rapide, puis il se concentre dans le nucléole et du côté interne de la membrane nucléaire. L'apparition de traces dans le cytoplasme commence après 2 heures d'incubation et croît en fonction de la durée de celle-ci (40). En hiver, en janvier et février, avant l'émission des gamètes, les ovocytes du pecten ne synthétisent plus l'ARN. Une activité de synthèse saisonnière, le marquage radioactif des cellules reproductrices à un stade de maturation déterminé, l'absence de synthèse d'ARN dans les ovocytes de stades III et IV, sont donc caractéristiques pour la gonade de ce Mollusque. La loi générale qui concerne la synthèse d'ARN dans les cellules reproductrices se trouve confirmée par l'exemple des processus de synthèse au sein des ovocytes du pecten : tout d'abord, le précurseur radioactif est incorporé dans les jeunes ovocytes ; en second lieu, le marquage s'observe, au début, dans le noyau, se concentre dans le nucléole où le nombre de traces par unité de poids est très élevé ; enfin, il apparaît dans le cytoplasme, indiquant la transcription de l'ARN nucléaire (221, 526).

Les recherches cytophotométriques sur des coupes de cellules reproductrices de la moule, colorées par la galloxyanthine, montrent que le taux d'ARN baisse progressivement avec la croissance des ovocytes (Fig. 69). C'est typique pour les oeufs dont le développement est de type solitaire (30) et dans lesquels, tout l'ARN est synthétisé dans les jeunes cellules, au début de leur croissance. Le fait que la concentration d'ARN dans les cellules, en fin de croissance, ne soit pas la même aux différentes saisons de l'année, paraît très intéressant. Elle est, en effet, plus faible dans les ovocytes d'automne et d'hiver dont le cycle est interrompu par la résorption, et plus élevée dans ceux de printemps qui sont destinés au frai (Fig. 70). Il est tout à fait évident que la baisse du taux d'ARN dans les ovocytes de stade IV en automne et en hiver est indirectement liée à la résorption et représente un aspect secondaire

provoqué par l'irrigation des cellules. Au total, l'autoradiographie et la cytophotométrie sont complémentaires et révèlent la rythmicité saisonnière de la synthèse d'ARN. Elles révèlent aussi la dynamique des ribonucléoprotéines cytoplasmiques pendant la croissance des ovocytes.

Les recherches biochimiques sur les Invertébrés marins ont montré que, pendant la période de croissance de leurs cellules reproductrices, la quantité d'acides aminés libres augmentait de 20 fois dans la gonade, et celle de la protéine totale, de 130 fois (224, 225). La concentration topochimique de la protéine totale n'est pas uniforme dans les ovocytes de la moule et du pecten. Elle est très grande dans le nucléole, l'enveloppe nucléaire et la zone cytoplasmique périnucléaire. Chez la moule comme chez le pecten, la synthèse protéique est plus active dans les ovocytes de stade III, c'est à dire qu'elle se produit après celle d'ARN qui s'achève dans les ovocytes de stade II (Fig. 71, A, B). Il n'y a pas de différences dans la concentration de la protéine totale entre les ovocytes de stades III et IV. Cependant, la quantité absolue de protéines dans les ovocytes de stade IV, qui ont une taille maximale, est sans doute, plus importante que dans les ovocytes de stade III.

Les ovocytes du pecten et de la moule tendent vers le type glucidique, c'est à dire que leur vitellus protéique est représenté par des complexes mucoprotéiques. Pour cette raison, évidemment, la formation d'hydrates de carbone est assez élevée dans les cellules reproductrices à tous les stades de leur croissance (Fig. 72). C'est dans les ovocytes de stade IV que la concentration de ces substances est la plus forte. La nature des polysaccharides change en fonction de la croissance cellulaire. Ils sont presque totalement hydrolysés par l'amylase dans les ovocytes de stades II et III et sont représentés essentiellement par du glycogène. Au stade IV, une très faible partie des hydrates de carbone libres est hydrolysée, le reste formant des glycoprotéines avec les protéines.

Les processus de synthèse s'accomplissent dans les ovocytes en développement de manière successive et déterminée. On peut distinguer au moins trois types de cellules où s'opèrent des processus plastiques spécifiques : les ovocytes de stade II, avec l'ARN ; ceux de stade III, avec les protéines ; et enfin les ovocytes de stade IV avec les glycoprotéines.

Résorption des ovocytes ou atrésie

Chez les Invertébrés marins, la glande génitale n'est pas seulement l'organe qui assure la reproduction de l'espèce, mais elle est aussi l'endroit où se dépose du matériel énergétique pouvant servir à la survie de l'individu dans un milieu de faibles capacités trophiques (287). La gonade, dans des cas extrêmes, possède par elle-même une part des fonctions propres à satisfaire son possesseur en substances trophiques. Lorsque la nourriture manque, que la température de l'eau baisse et devient négative, on observe une résorption massive d'ovocytes dans les gonades d'Invertébrés marins (26, 105, 109), y compris de la moule et du pecten (38). C'est un aspect intéressant et peu étudié dont la portée physiologique fait encore l'objet de suppositions.

Sous les mots de résorption ou atrésie nous entendons les processus de nécrobiose * et de nécrose * des ovocytes, avec autolyse du cytoplasme, à laquelle prennent part les cellules nourricières, les trophocytes. On peut, selon le moment et l'expression de la nécrose, distinguer trois types d'atrésie ou de résorption.

* n.d.t. : nécrobiose, maintien de certaines fonctions vitales après la désorganisation de la cellule ; nécrose, mort de la cellule.

1. L'atrésie physiologique, qui se produit tout au long du cycle de reproduction et dans laquelle on rencontre assez rarement des cellules en train de s'atrophier. Les ovocytes qui se résorbent sont ceux chez lesquels des troubles fonctionnels assez sérieux ont surgi au cours du processus de croissance. Par ailleurs, l'atrésie physiologique apparaît comme le résultat d'un mécanisme de contrôle du nombre de cellules de l'acinus. Les dimensions de ce dernier ne sont pas illimitées, comme celles de la gonade : un acinus, chez la moule, par exemple, ne peut contenir plus de 50 ovocytes mûrs (121).

2. L'atrésie consécutive à la ponte, quand il reste dans la gonade après l'émission des gamètes une certaine quantité, parfois importante, d'ovocytes mûrs. Il peut rester jusqu'à 2 millions de cellules non expulsées dans les acini et les conduits de certains Bivalves. Chez la moule de Gray et le pecten de Yeso, il reste après le frai dans la gonade, un nombre non négligeable d'ovocytes qui se résorbent tous. Le cycle reproducteur réel se termine par cette résorption après le frai et c'est cette hygiène autonome de la gonade qui prépare l'organe à un nouveau cycle sexuel. Les détritiques des cellules lysées sont phagocytés par les trophocytes et réutilisés pour la croissance de la génération suivante d'ovocytes. En bref, un lien se crée entre les différentes générations d'ovocytes à travers le mécanisme de cette résorption après le frai (22).

3. L'atrésie écologique a un caractère accusé et massif. Non seulement les ovocytes qui ont terminé leur croissance, mais un assez grand nombre des autres, y compris d'ovogonies, subissent une nécrose. Toutes les cellules de l'acinus peuvent, parfois, être détruites. Chez la moule de Gray et le pecten de Yeso, ce processus de résorption se généralise, comme chez les oursins, les étoiles de mer ou les holothuries, lorsque la température de l'eau devient très basse (-1° , $-1^{\circ}5$) ou lorsque le milieu s'appauvrit en matières trophiques. L'étendue de la résorption dépend de la rigueur écologique de l'hiver. Il se peut que tous les ovocytes de la gonade dégèrent, comme on l'a observé pour le trépan dans les eaux littorales de l'île Poutiatine, au cours de l'hiver 1968 - 1969 (105). Il en résulte que, selon l'état de la glande génitale, on peut déduire les conditions de vie de l'animal et qu'une atrésie massive des ovocytes peut être considérée comme le baromètre biologique des fantaisies écologiques.

La résorption s'accompagne de l'accroissement du nombre des cellules nourricières, riches en lysosomes (22). Dans les ovocytes en dégénérescence, les changements commencent le plus souvent par la surface des cellules. La dissolution de la membrane plasmique, qui se produit visiblement avec le concours des cellules nourricières, conduit à la fusion des ovocytes et à la réalisation d'un plasmodium* général. Les structures plurinucléées avec des noyaux "flottants", sans changements morphologiques apparents, sont typiques de la gonade de la moule et sont absentes de celle du pecten. Le nombre de lysosomes augmente dans les cellules atrétiques ; de grosses vacuoles autophagiques avec mitochondries et réticulum endoplasmique apparaissent. On rencontre aussi des corps résiduels ayant l'aspect de formations stratifiées complexes (109). Le substrat plurinucléé devient granuleux, se désagrège en îlots séparés. Les noyaux se lysent. Le nombre de cellules nourricières augmente : leur cytoplasme s'enrichit en phospholipides, polysaccharides, protéines,

* n.d.t. : masse protoplasmique plurinucléée sans paroi ; syncythium.

triglycérides, ribonucléoprotéines. Il incorpore activement les précurseurs radioactifs de l'ARN et des protéines (22, 27). Dans la gonade, on observe en période de résorption une élévation du contenu des lipides totaux (64), des acides gras non saturés en C₂₀ et C₂₂ (374), de l'acide palmitique (403) et des acides aminés libres (140).

Le matériel de résorption est utilisé par les cellules nourricières qui se remplissent progressivement d'inclusions. Elles se débarrassent de ce substrat trophique pendant la gamétogénèse active et le transfèrent aux ovocytes en croissance par endocytose (22, 505, 506).

Les monomères de faibles poids moléculaires (acides aminés libres, acides gras, mucopolysaccharides), formés lors de la résorption, passent à travers la membrane basale dans l'hémolymphe, fournissant à l'organisme, la matière trophique nécessaire à sa survie dans un milieu pauvre en matières nutritives (287). Il existe différents procédés d'utilisation des matériaux de résorption : dans certains cas, ils vont directement dans l'hémolymphe, dans d'autres ils se déposent dans les trophocytes et de là ils peuvent être mobilisés, non seulement pour la croissance des ovocytes, mais aussi pour couvrir les dépenses énergétiques de l'organisme.

Ainsi qu'il a été dit, c'est principalement en fin de croissance que les cellules subissent une nécrobiose. C'est pourquoi la résorption ou atrophie écologique met fin au cycle reproducteur que le milieu externe a fait avorter. En d'autres circonstances qui eussent été favorables, le cycle reproducteur se serait achevé par l'émission de gamètes. Des expériences faites sur des oursins ont confirmé cette hypothèse : les animaux qui ont été transférés en automne et en hiver dans des aquariums à une température convenable ont pu frayer et leurs gamètes étaient tout à fait normaux (96).

Croissance de la gonade mâle

L'acinus, en tant qu'unité structurale et fonctionnelle de la gonade, subit au cours du cycle sexuel, des changements qualitatifs et quantitatifs. Chez le pecten de Yeso, dans la gonade après l'émission des gamètes, les acini ont l'aspect de petites formations aplaties, de forme arrondie. Au fur et à mesure que l'acinus se remplit de cellules sexuelles, ses parois se distendent et son volume augmente. En novembre déjà, les acini doublent leur taille initiale. Leurs dimensions augmentent très brutalement au printemps pour atteindre une valeur limite en mai (Tabl. 12). Il en résulte que l'accroissement progressif de la taille d'un acinus dans la gonade du pecten, jusqu'au pic de maturité sexuelle, se fait sans réduction importante en janvier - mars, c'est à dire en pleine période d'atrophie écologique.

La gamme de variations de la taille d'un acinus au cours de l'année est plus étroite chez la moule que chez le pecten. Les dimensions des vésicules ne sont pas inférieures à $0,75 \pm 0,03 \text{ mm}^2$ et ne dépassent pas $1,23 \pm 0,13 \text{ mm}^2$. La taille maximale est atteinte en février et ne varie pas réellement de mars à juin, mais commence à diminuer en juillet pour atteindre une valeur minimale en septembre (Tabl. 13). La taille de l'acinus, est, en fait, liée au caractère des processus qui s'y déroulent. Plus la taille de l'acinus est grande, plus les cellules qu'il contient sont différenciées.

Chez le pecten, des vagues de différenciations cellulaires se succèdent (Tabl. 14). Les acini de la gonade de ce Mollusque renferment principalement : des cellules de l'épithélium germinale, en août - septembre ; des spermatogonies, en octobre - novembre ; des spermatozytes de premier ordre avec un noyau en pré-méiose, en février et juin. Le nombre de spermatozytes en division croît en mai et juin. On peut donc considérer que chez le pecten, chaque catégorie cellulaire spermatogène se différencie à une saison déterminée. La formation des spermatozoïdes a lieu peu de temps avant l'émission des gamètes.

Chez la moule, il n'y a aucune concordance. On observe toutes les catégories cellulaires, y compris des spermatozoïdes, tout au long de l'année (Tabl. 15). Un taux relativement élevé de spermatogonies est noté en octobre - novembre, en janvier, mars et juin et pour les spermatozytes avec un noyau préméiotique, en novembre, janvier, mars et juillet. On trouve constamment des cellules en maturation mais la division des spermatozytes de premier ordre présente toutefois, un caractère massif aux mois d'avril et de mai.

L'accumulation des cellules immatures dans un acinus de pecten ou de moule se fait de la paroi vers le centre, la production des spermatozoïdes a lieu en sens inverse. C'est pour cette raison que l'on distingue plus précisément trois zones dans un acinus de gonade en croissance : a) une zone de croissance, comprenant les spermatogonies et les spermatozytes ; b) une zone de formation des gamètes avec les spermatides et les spermatozoïdes ; c) une zone vide de cellules sexuelles. Chez le pecten, c'est en mars que la zone de croissance atteint sa taille maximale, alors que la zone de formation apparaît comme rétrécie pendant la même période. Celle-ci, à son tour, montre une largeur maximale en avril - mai. Chez la moule, la zone de croissance est assez large de novembre à mai, tandis que la zone de formation présente deux pics, l'un modéré en janvier, l'autre élevé en juillet.

Mais les notions que nous avons de la maturation de la gonade, même en tenant compte de ces trois zones, ne seraient complètes sans une idée de la quantité de spermatozoïdes formés. Il est pourtant pratiquement impossible d'évaluer, même sur une seule coupe mince, le nombre de spermatozoïdes. Comme ils forment une zone relativement homogène, l'emploi d'une méthode photométrique a été suggéré par une évaluation de leur nombre en termes de densité optique (44, 93). On a représenté sur les courbes des figures 73 et 74 l'état de maturité de la gonade mâle de pectens et de moules au cours de l'année. On l'a calculée comme étant le produit de la surface occupée par les spermatozoïdes par leur densité optique. L'analyse des graphes indique que le pic de maturité de la gonade se situe en mai pour le pecten : le graphique indique aussi la dynamique du nombre de mâles mûrs pour l'émission des gamètes en mai. On voit alors que la majorité d'entre eux est mûre, que leur nombre se réduit aux 2/3 en juin et devient nul en juillet.

Chez la moule, le pic de maturité de la gonade se situe en juin, c'est à dire qu'à cette époque la majorité des mâles a une gonade mûre. Ce nombre diminue de 1/3 en juillet, 2/3 en août et devient minimal en septembre. On trouve chez la moule mâle des cellules sexuelles à maturité, toute l'année, en petites quantités, ce que l'on n'observe jamais chez le pecten. Mais chez les deux espèces, la maturité des mâles devance celle des femelles, dans le sens où les mâles avec

une gonade complètement mûre sont prêts plus tôt que les femelles dont les ovocytes achèvent de mûrir dans les glandes. On doit, donc, considérer la maturité plus avancée du mâle comme une adaptation de la reproduction au milieu aquatique, car elle garantit la fécondation immédiate des oeufs au moment où ils sont expulsés par la femelle.

Processus de synthèse dans la gonade mâle

Chez le pecten de Yeso, les noyaux des spermatogonies synthétisent l'ADN en automne et en hiver, c'est à dire pendant leur période de multiplication active, tout autant que pendant la période où cette activité cesse (Fig. 75 A, B). Pourtant les mitoses ne sont pas aussi fréquentes dans ces cellules que les données d'autoradiographie le donnent à penser. L'absence de mitoses décelables en période où l'accroissement du nombre de spermatogonies est manifeste, d'une part, et la synthèse active d'ADN dans les noyaux, d'autre part, permettent de formuler l'hypothèse d'une division très rapide des spermatogonies chez les Bivalves. Il se peut que l'activité mitotique soit liée à un nombre déterminé de jours (24 h).

Holland et Giese (312), ont montré dans une étude sur la synthèse de l'ADN dans les cellules sexuelles de l'oursin pourpre que la synthèse pré-méiotique d'ADN se faisait en un seul jour à la fin de l'été, et qu'elle nécessitait plusieurs semaines et même plusieurs mois au printemps dans les spermatocytes de premier ordre. Ces auteurs ont conclu à une variation de la synthèse pré-méiotique d'ADN au cours du cycle reproducteur. L'aspect de cette synthèse est comparable dans les spermatogonies du pecten de Yeso. La synthèse d'ADN est plus active dans les noyaux de ces cellules en automne qu'en hiver. Mais la diminution notable de la synthèse d'ADN en hiver ne signifie pas l'arrêt de la gamétogénèse, puisqu'il y a en même temps synthèse pré-méiotique. La gonade passe au stade de gamétogénèse active, ce qui correspond à l'observation morphologique (61). Le calcul du coefficient de corrélation entre le nombre de grains d'argent sur les noyaux des spermatogonies, après incubation avec de la ^3H -thymidine ou de la ^3H -uridine, montre bien qu'il existe une corrélation dans la synthèse d'ADN et d'ARN ($r = + 0,6$). Etant donné le lien étroit entre le taux d'ARN et la synthèse des protéines, on doit s'attendre à une synthèse intense de protéines dans les spermatogonies à ce moment là.

C'est à l'automne que l'on observe la variation la plus grande du nombre de grains d'argent sur les noyaux des spermatogonies de Mollusques, après incubation dans une solution de ^3H -thymidine (Fig. 75, B). Cette différence peut varier de 5 à 15 grains pour des cellules situées côte à côte. C'est dû, non seulement au fait que les spermatogonies se trouvent à des stades de synthèse différents, mais aussi au fait qu'elles ont une vitesse de synthèse de l'ADN différente au cours de la période S. Le fait qu'en automne, après une incubation de 12 h, presque tous les noyaux des spermatogonies incorporent la ^3H -thymidine, contre 50% seulement en hiver, montre bien l'accroissement du stade D_1 dans les spermatogonies à cette saison.

Dans les spermatogonies du pecten de Yeso, la synthèse cytoplasmique d'ARN dépend du noyau. Il y a une corrélation réelle entre le nombre de grains d'argent sur le noyau et dans le cytoplasme des

spermatogonies d'une gonade incubée avec de la ^3H -thymidine, en hiver ($r = + 0,6$). La ^3H -uridine est incorporée essentiellement dans le noyau des spermatogonies. Le marquage de leur cytoplasme est peu intense. Dans les spermatocytes de premier ordre, en général, le cytoplasme ne renferme pas de précurseur d'ARN. On peut donc parler d'une prédominance de la synthèse nucléaire dans les spermatogonies et spermatocytes de premier ordre des Mollusques. Des résultats comparables ont été obtenus dans l'étude de la synthèse d'ARN au cours de la spermatogénèse chez d'autres animaux (146).

Les processus de synthèse les plus actifs ont lieu en automne et en hiver, ce qui correspond à une accumulation massive de spermatogonies et à la préparation des spermatocytes de premier ordre à la méiose. Les phénomènes de la division de maturation dominant au printemps dans la gonade et l'incorporation du précurseur de l'ARN diminue (Fig. 76). La composition cellulaire de la glande génitale, tout comme la réduction des phénomènes de synthèse dans les cellules, indique que la gonade du Mollusque se prépare pendant cette période à la spermiogénèse.

Au cours du cycle de reproduction, un petit nombre de spermatogonies se laisse devancer dans son développement par la vague générale de la spermatogénèse. La vitesse de synthèse de l'ADN faiblit dans les noyaux, bloquant ainsi le passage de ces cellules à l'étape suivante du développement. Ces cellules auront une maturation rapide après le frai et seront résorbées.

4. STADES DE MATURATION DES GONADES

Les cycles de reproduction des Bivalves ont été mieux étudiés dans les pays où ces animaux sont consommés traditionnellement dans la nourriture humaine. On a ainsi étudié en détail la morphogénèse de la glande, décrit les processus de formation saisonniers, très caractéristiques, chez de nombreuses espèces de pétoncles, moules et surtout d'huîtres (Tabl. 16), dont l'élevage est pratiqué à l'échelle commerciale au Japon, en France, aux Etats-Unis. On a pu déduire de ces études de base les périodes de gonadogénèse et établir une hiérarchie des processus de maturation de la glande génitale (385, 391, 398, 457, 532). Nous avons mené des recherches semblables dans notre pays pendant ces dernières années sur des Mollusques de la mer du Japon, de la mer Blanche et de la mer Noire (38, 54, 55, 58, 61, 65, 85). Certains auteurs (542) évaluent la maturité de la gonade à son poids et à des signes externes, d'autres (38, 553) complètent ces observations macroscopiques par des études histologiques. L'absence de critères identiques pour apprécier la rythmicité de l'activité génitale a conduit à définir un nombre différent de stades de morphogénèse chez une même espèce. On a décrit ainsi, 5 stades chez le pecten de Yesso de l'île d'Hokkaïdo et 6 chez celui de l'estuaire de l'Oussouri (38, 532). On a utilisé une échelle de 3, 4 et 5 stades de maturation pour caractériser le développement de la gonade de la moule (398) et jusqu'à 7 stades pour les huîtres *Ostrea edulis* et *Crassostrea virginica* (170, 380, 381). Il est manifestement difficile de codifier les processus de maturation par un modèle unique pour l'ensemble des Bivalves marins, mais c'est un but vers lequel il faut tendre. Ainsi, on a déjà pu établir un statut unifié de la périodicité de l'activité sexuelle pour quelques espèces. Dans cette optique, il faut s'orienter principalement vers des études de microscopie et les combiner

aux observations visuelles, aux paramètres de poids et de mesures de la gonade.

Bien qu'il y ait une assez grande différence entre l'activité sexuelle du pecten et de la moule, ces espèces ont en commun les mêmes règles de formation des spermatozoïdes et des ovocytes. C'est une base pour établir une échelle unique d'évaluation de leur maturité sexuelle, qu'il s'agisse de mâles ou de femelles.

Stade I Repos sexuel relatif. Les gonades sont flasques et de taille réduite. Les acini, petits, ont des formes irrégulières. Chez le pecten de Yeso, on trouve chez la femelle quelques ovogonies et ovocytes en petite croissance et chez le mâle des spermatogonies. La gonade est incolore, translucide. Chez la moule de Gray, en dehors des ovogonies et d'ovocytes en petite croissance, on trouve, chez la femelle, des ovocytes au début de leur grande croissance. Chez les mâles, les zones de croissance et de formation des gamètes ont une largeur minimale, mais on rencontre un petit nombre de spermatozoïdes. La gonade est incolore ou orange pâle. Ce stade de repos sexuel dure de la mi-juillet à la mi-septembre chez le pecten. Il est plus court, ne dépassant pas les 15 jours de la deuxième moitié de septembre chez la moule (Fig. 77, A,B).

Stade II. Début de la gamétogénèse. Les glandes génitales sont petites, orange clair ou rose pâle. Chez les pectens femelles, les ovocytes qui sont en grande croissance dominant. Chez les moules, des ovocytes libres font leur apparition et une résorption d'ovocytes de stade IV a lieu. Chez les pectens mâles, ce sont les spermatogonies qui dominant dans les acini alors qu'il y a chez les moules de même sexe, des spermatogonies, des spermatocytes et quelques spermatozoïdes. Ce stade dure jusqu'en février chez le pecten et il se répète à trois reprises chez la moule : en octobre, en février et en juin (Fig. 78, A,B).

Stade III. Gamétogénèse active. Les gonades sont grosses, compactes, de couleur jaune, rose ou orange clair. Chez les pectens mâles, elles sont laiteuses. Toutes les générations de cellules coexistent chez les femelles avec, toutefois, une prédominance d'ovocytes en grande croissance. Des cellules en vitellogénèse sont aussi présentes. Chez les moules mâles, il y a, à la fois, des spermatogonies, des spermatocytes et des spermatozoïdes, alors que chez les pectens, ce sont surtout des spermatocytes de premier ordre qui dominant. On observe ce stade en février - mars chez le pecten, en novembre - décembre, janvier - mars et en juillet chez la moule (Fig. 79 A,B).

Stade IV. Stade précédant l'émission des gamètes. Les glandes génitales occupent toute la cavité palléale et sont gonflées. leur couleur est orange clair ou rouge vif, mais elles restent laiteuses chez le pecten mâle. Dans les acini de la femelle, on trouve essentiellement des ovocytes de stades III et IV et dans ceux du mâle, des spermatocytes de premier et deuxième ordres. Les spermatozoïdes apparaissent. On observe ce stade en avril chez le pecten. Il se répète deux fois chez la moule, en avril et en juillet (Fig. 80, A, B).

Stade V. Emission des gamètes. Les gonades ont atteint leur taille maximale et ont une couleur vive, orange ou rouge. Chez les pectens mâles, elles demeurent laiteuses. Dans les acini, dominant, chez les femelles, des ovocytes de stade IV, chez les mâles, des spermatozoïdes. La maturité sexuelle du pecten est atteinte en mai. La

moule en a deux : l'une en mai, l'autre en août (Fig. 81 A,B).

Il est très important d'étudier le degré de maturation de la gonade et les différences sexuelles sur un élevage expérimental de Mollusques, en les suivant au laboratoire. On avait tenté de définir le sexe des Mollusques sur une différence visible de la couleur des glandes génitales mâles et femelles (391, 457). Cette méthode très simple n'est pas toujours exacte, mais peut être utilisée à titre indicatif : les gonades peuvent avoir la même couleur orange, jaune ou une couleur différente, chez les mâles et les femelles (398). Chez la moule, il est impossible de différencier les sexes sur la couleur de la gonade. Chez le pecten, on peut diagnostiquer le sexe au cours des dernières étapes du cycle de reproduction.

Il est très difficile et très souvent impossible de déterminer les stades de développement de la gonade sur des données externes, ce qui est, cependant, nécessaire pour faire une sélection dans les bacs. Il n'est pas moins important de savoir comment les gonades se développent lorsqu'on maintient les animaux dans des conditions particulières d'élevage. La méthode d'étude au microscope de ponctions faites dans la gonade permet de résoudre pleinement ces problèmes. On utilise pour cela une seringue de 2 à 5 g, munie d'une aiguille pour injection de solution camphrée. Un frottis est préparé avec la ponction et examiné, soit à l'état naturel, soit après coloration par une solution étendue de bleu de méthylène.

5. ECOLOGIE DES EMISSIONS

L'émission des gamètes termine le cycle reproducteur et apparaît comme l'évènement culminant de l'activité reproductrice de l'animal. Entre la maturation complète de la gonade (stade d'émission) et l'expulsion des gamètes dans le milieu extérieur (émission), il s'écoule un intervalle de 1 à 2 semaines, chez les Mollusques (38).

L'émission est provoquée et synchronisée dans la population par les facteurs du milieu ambiant (267, 268). La température joue un rôle déterminant dans la réalisation de l'émission. Chez l'huître Crassostrea virginica, l'émission peut être induite par l'élévation de la température au dessus de 20° (384). Chez le pétoncle Chlamys farreri nipponensis, le frai peut être entraîné par une succession d'abaissements et de hausses de la température (342).

Chez le pecten de Yeso, la température optimale pour l'émission des gamètes varie peu dans les différentes zones géographiques : elle est de +8 - 8°5 dans le golfe Mutsu (553), de 9° sur les rives de la mer d'Okhotsk et de l'île d'Hokkaïdo (50), de 8-12° dans le golfe Posset (28), de 8 - 10° dans l'estuaire de l'Oussouri (38) et de 11.7° dans le golfe Vostok (53). D'après les observations faites dans la nature, la température de l'eau peut varier dans des limites assez larges et sortir de l'optimum, sans entraîner d'émission chez les pectens et moules mûrs.

La température n'est pas, évidemment, le seul signal du frai. La périodicité lunaire se révèle aussi importante, comme le pense Lubet (391). L'émission des gamètes chez Ostrea edulis, Mytilus edulis, Macoma balthica, Mya arenaria coïncide avec les phases de la lune

(356). On suppose qu'au moment de la pleine lune ou de la nouvelle lune, les fortes marées agissent comme facteurs d'induction par la pression de leurs grandes masses d'eau sur les animaux. Chez les Bivalves des mers tropicales, où la température de l'eau varie peu, un abaissement de la salinité dans la zone littorale peut inciter au frai, en même temps que les fortes marées (268).

Les observations de Svechnikov et de ses coauteurs illustrent bien l'influence des facteurs extrêmes du milieu sur l'émission des gamètes de la moule de Gray (123). Fin août 1975, le typhon "Phyllis" éclata dans la région du golfe Vostock. Il fut accompagné de pluies diluviennes qui dessalèrent la zone littorale et saturèrent l'eau en débris organiques provenant de volcans voisins. L'analyse histologique de mâles et femelles prélevés sur différents bancs a montré que les acini étaient vides de gamètes. Il se peut que le changement de l'ensemble des conditions abiotiques après le passage des typhons et des ouragans serve de signal à la moule pour l'émission de ces gamètes, dans cette zone littorale.

En plus des facteurs physiques, des excitations chimiques (floraison d'algues Diatomées, extraits de tissus animaux) sont responsables d'émissions massives et synchrones chez les Invertébrés marins. On peut induire le frai, chez les Bivalves avec des homogénats de glandes génitales (385). Pour synchroniser celui des huîtres, on jette dans l'eau des fragments de gonades mûres de ces mêmes animaux. On sait qu'au laboratoire, une émission massive commence chez les moules après le frai de l'une d'entre elles et cela sans interruption. Toutes les données confirment que la synchronisation de l'émission se fait dans la population toute entière par un ensemble de signaux externes, faisant coïncider les possibilités d'une fécondation générale et d'un bon développement embryonnaire.

Chez le pecten de Yeso, le cycle reproductif est annuel et s'achève par une émission en mai-juin (38, 532). On ne connaît pas exactement le nombre d'émissions de la moule de Gray. Diouzba (38), Kassianov et al. (53) supposent qu'elle a lieu deux fois dans l'estuaire de l'Oussouri et le golfe Vostock. Svechnikov et al. (123) pensent qu'une double émission est possible chez ce Mollusque, l'une en mai-juin, l'autre en août. La morphométrie de la gonade confirme le caractère partiel du frai. Ainsi lors de la première émission, la glande génitale ne se vide pas complètement de ses gamètes. Les ovocytes qui restent, n'étant pas parvenus plus avant dans leur croissance, mûriront rapidement et fourniront encore une seconde population de gamètes mûrs.

Tableau 9 : Composition cellulaire de la gonade femelle du pecten de Yeso

Mois	Diamètre moyen des acini		Nombre de cellules sur une coupe d'acinus						
	Grand	Petit	cellules de l'épithélium germinatif	Ovogonies	Ovocytes de petite croissance	Ovocytes de grande croissance			
					Stade 1	Stade 2	Stade 3	Stade 4	
Juin	150	100	8±1	4±2	1±1	2±1	—	—	
Octobre	177	100	9±3	13±5	4±2	13±5	—	—	
Janvier	177	125	3±1	24±9	—	7±3	7±2	3±1	
Février	177	150	3±1	34±3	3±2	3±2	5±1	3±2	
Mars	187	150	8±1	34±7	3±1	7±3	7±2	3±1	
Mai	200	150	8±1	12±4	—	4±1	6±1	5±2	

Tableau 10 : Composition cellulaire d'un acinus de la gonade femelle de la moule de Gray.

Mois	Dimension de l'acinus μm	Cellules de l'épithélium germinale	ovogonies	Ovocytes		
				stade II	Stade III	Stade IV
Septembre	220×162	20±7	3±1	8±3	1±1	1±1
Octobre	220×162	15±5	3±1	7±3	3±1	2±1
Novembre	240×210	14±5	4±1,5	9±3	4±2	7±2
Janvier	255×212	7±3	7±2	9±3	3±1	9±3
Février	240×202	12±3	14±6	7±3	2±1	2±1
Mars	287×200	20±7	16±6	12±4	4±1	2±1
Mai	290×255	13±5	10±3	12±3	2±1	16±1
Juin	216×195	21±7	16±5	9±3	2±1	2±1
Août	272×186	10±4	4±1	4±1	5±2	9±3

Tableau 11 : Nombre moyen de grains d'argent (autoradiographie) dans les cellules de la gonade du pecten de Yeso.

Mois	Durée de l'incubation (h)	Cellules du tissu conjonctif.	Cellules de l'épithélium germinale	Ovogonies	Ovocytes			
					Stade I	Stade II		
						Cytoplasme	Noyau	Nucléole
Juin	0,5	12±4,5	6±1	6±2,6	8±3	—	—	—
	2	22±7	10±2	11±3	17±6	—	—	—
	4	10±3	10±3	11±4	23±8	18±7	9±3	2±1
Octobre	0,5	10±2	5±2	9±3	9±3	10±3	—	—
	2	11±4	10±3	18±4	18±6	23±8	5±2	—
	4	7±3	10±2	15±3	29±7	28±10	31±3	7±3

Tableau 12

Caractère saisonnier de la spermatogénèse chez le pecten de Yeso

Mois	quantité d'acini /mm ²		Surface d'un acinus		surface de la zone de reproduction & croissance		Surface de la zone de formation		surface de la zone sans cellules sexuelles		densité optique des cellules dans la zone de formation	
	M ± m	r	M ± m	r	M ± m	r	M ± m	r	M ± m	r	M ± m	r
Juillet	36,7 ± 0,4	—	0,277 ± 0,04	—	0,007 ± 0	—	0,005 ± 0,00	—	0,267 ± 0,00	—	0,26 ± 0,03	—
Août	35,3 ± 1,0	0,05	0,492 ± 0,01	0,05	0,05 ± 0	0,0	0,015 ± 0,00	0,5	0,440 ± 0,00	0,5	—	—
	53,6 ± 0,7	0,05	0,349 ± 0,01	0,0	—	0,5	—	—	0,349 ± 0,00	0,5	—	—
Septembre	42,9 ± 1,0	0,05	0,394 ± 0,00	0,01	—	0,5	—	—	0,394 ± 0,00	0,5	—	—
	37,3 ± 1,2	0,05	0,605 ± 0,03	0,00	0,195 ± 0,02	0,00	—	—	0,410 ± 0,00	0,5	—	—
Octobre	33,0 ± 1,0	0,00	0,619 ± 0,02	0,00	0,240 ± 0,03	0,00	—	—	0,389 ± 0,00	0,5	—	—
	29,2 ± 0,5	0,05	0,739 ± 0,03	0,00	0,297 ± 0,01	0,00	—	—	0,430 ± 0,03	0,00	—	—
Novembre	31,7 ± 0,5	0,05	0,801 ± 0,03	0,00	0,235 ± 0,02	0,5	—	—	0,575 ± 0,03	0,00	—	—
Décembre	26,0 ± 1,4	0,00	0,955 ± 0,03	0,00	0,429 ± 0,02	0,00	—	—	0,522 ± 0,03	0,00	—	—
	26,2 ± 1,4	0,00	0,726 ± 0,03	0,00	0,709 ± 0,03	0,00	—	—	0,017 ± 0,00	0,5	—	—
Janvier	23,5 ± 1,4	0,00	0,698 ± 0,02	0,00	0,688 ± 0,03	0,00	—	—	0,010 ± 0,00	0,00	—	—
	27,1 ± 1,1	0,00	0,934 ± 0,03	0,00	0,797 ± 0,03	0,00	—	—	0,153 ± 0,00	0,5	—	—
Février	29,9 ± 1,1	0,00	0,778 ± 0,03	0,00	0,769 ± 0,03	0,00	—	—	0,011 ± 0,00	0,5	—	—
	29,6 ± 1,2	0,00	0,750 ± 0,03	0,00	0,744 ± 0,03	0,00	—	—	0,006 ± 0,00	0,5	—	—
Mars	26,1 ± 1,0	0,00	1,798 ± 0,1	0,00	1,898 ± 0,1	0,00	—	—	0,100 ± 0,00	0,5	—	—
	29,3 ± 0,7	0,00	2,069 ± 0,1	0,00	2,069 ± 0,13	0,00	—	—	—	—	—	—
Avril	19,2 ± 0,9	0,00	1,405 ± 0,18	0,00	1,259 ± 0,03	0,00	0,155 ± 0,07	0,05	—	—	4,78 ± 0,07	0,00
	18,4 ± 0,3	0,00	2,383 ± 0,0	0,00	0,439 ± 0,06	0,00	—	—	—	—	—	—
Mai	17,1 ± 0,3	0,05	2,425 ± 0,25	0,00	0,323 ± 0,03	0,00	1,857 ± 0,07	0,5	—	—	—	—
	15,1 ± 0,2	0,5	2,779 ± 0,03	0,00	0,599 ± 0,03	0,00	1,997 ± 0,07	0,00	—	—	4,38 ± 0,04	0,00
Juin	18,7 ± 0,7	0,5	0,823 ± 0,03	0,00	0,111 ± 0,02	0,00	2,180 ± 0,02	0,00	—	—	3,74 ± 0,11	0,00
	21,6 ± 0,5	0,5	0,855 ± 0,03	0,00	0,125 ± 0,01	0,00	0,215 ± 0,01	0,00	0,497 ± 0,03	0,00	3,74 ± 0,11	0,00
									0,453 ± 0,03	0,00	—	—

147

Tableau 13 :

Changements morphologiques dans la gonade de la moule de Gray 07

Mois	quantité d'acini (/mm ²)		surface d'un acinus		surface de la zone de reproduction & croissance		surface de la zone de formation		surface de la zone sans cellules sexuelles		densité optique des cellules dans la zone de formation	
	M ± m	r	M ± m	r	M ± m	r	M ± m	r	M ± m	r	M ± m	r
Septembre	10,1 ± 0,20	—	0,75 ± 0,03	—	0,21 ± 0,02	—	0,31 ± 0,05	—	0,23 ± 0,01	—	2,8 ± 0,9	—
Octobre	10,0 ± 0,12	0,00	0,75 ± 0,04	0,5	0,16 ± 0,01	0,05	0,49 ± 0,01	0,00	0,09 ± 0,00	0,5	5,6 ± 0,1	0,00
Novembre	12,2 ± 0,13	0,00	1,13 ± 0,05	0,00	0,26 ± 0,02	0,00	0,87 ± 0,05	0,00	—	—	4,9 ± 0,2	0,5
Décembre	11,0 ± 0,1	0,00	1,83 ± 0,09	0,5	0,80 ± 0,03	0,5	1,02 ± 0,09	0,5	—	—	6,5 ± 0,1	0,00
Janvier	10,0 ± 0,11	0,5	1,84 ± 0,09	0,5	0,93 ± 0,09	0,00	0,91 ± 0,05	0,00	—	—	4,1 ± 0,0	0,00
Février	13,0 ± 0,11	0,5	2,39 ± 0,13	0,5	1,23 ± 0,13	0,00	1,16 ± 0,01	0,00	—	—	5,2 ± 0,1	0,00
Mars	18,0 ± 0,12	0,05	1,70 ± 0,5	0,00	0,89 ± 0,01	0,00	1,01 ± 0,01	0,00	—	—	1,9 ± 0,01	0,00
Avril	12,1 ± 0,13	0,5	2,13 ± 0,18	0,00	0,86 ± 0,18	0,00	1,29 ± 0,09	0,00	—	—	2,4 ± 0,05	0,00
Mai	12,2 ± 0,10	0,5	1,92 ± 0,13	0,5	1,06 ± 0,13	0,00	0,86 ± 0,09	0,5	—	—	5,0 ± 0,09	0,00
Juin	11,1 ± 0,13	0,5	2,15 ± 0,05	0,00	0,11 ± 0,09	0,5	1,98 ± 0,09	0,5	0,00 ± 0,00	0,5	3,4 ± 0,1	0,00
Juillet	7,1 ± 0,11	0,5	1,97 ± 0,09	0,5	0,20 ± 0,13	0,5	1,77 ± 0,09	0,5	—	—	5,0 ± 0,05	0,00
Août	7,1 ± 0,12	0,5	1,56 ± 0,08	0,5	0,20 ± 0,07	0,5	1,35 ± 0,05	0,00	0,01 ± 0,00	0,5	3,4 ± 0,09	0,00

Tableau 14 - Dynamique annuelle des générations cellulaires de la gonade mâle du pecten de Yeso

Mois	Génération cellulaire						
	Epithélium prégerminal	Spermatogonies	Spermatocytes de 1er ordre (noyau pré-méiotique)	Spermatocytes de 1er ordre (stade de croissance)	Spermatocytes de 1er ordre (division)	Spermatocytes de 2ème ordre	granulocytes
Juillet	38,9	23,9	13,9	11,11	1,4	5,2	5,6
Août	25,0	36,2	18,9	3,7	5,0	3,7	7,5
Septembre	82,1	6,4	2,6	3,8	—	—	5,1
	97,6	2,4	—	—	—	—	—
Octobre	62,8	36,6	—	—	—	—	0,6
	3,4	93,8	—	0,7	—	—	2,1
Novembre	4,7	82,6	4,0	6,7	—	—	2,0
Décembre	1,5	4,2	78,4	4,2	9,6	2,0	—
	2,5	13,3	29,1	49,4	3,5	2,5	—
Janvier	0,6	—	21,5	3,5	2,5	70,9	—
	1,9	—	—	39,2	—	58,9	—
Février	2,5	6,0	2,5	12,8	5,7	70,5	—
	1,3	4,2	12,3	14,2	—	68,0	—
Mars	1,7	3,0	4,0	0,4	0,4	90,5	—
	1,0	2,5	4,5	0,5	—	91,5	—
Avril	—	1,8	0,8	—	4,3	93,1	—
Mai	—	4,4	—	—	15,0	80,6	—
Juin	—	—	10,6	—	4,3	85,1	—
	—	2,1	59,5	—	16,1	22,3	—

Tableau 15 - Dynamique annuelle des générations cellulaires de la gonade mâle de la moule de Gray.

Génération cellulaire					
Mois	Spermatogonies	Spermatocytes de 1er ordre (noyau pré-méiotique)	Spermatocytes de 1er ordre (division)	Spermatocytes de 1er ordre (stade de croissance)	Spermatocytes de 2ème ordre.
Septembre	3	21	—	—	76
Octobre	20	45	20	—	15
Novembre	12,5	52,5	10	—	25
Décembre	7	47	20	6	20
Janvier	22,5	58,3	6,5	—	12,7
Février	26,5	27	8	6	42,5
Mars	7,6	60,2	9	2,2	22
Avril	6	36	42	3	13
Mai	2,2	45	51,3	1,3	2,2
Juin	35	34	8	1	22
Juillet	4	72	6	3	14
Août	6	30	4	—	60

Tableau 16 — Cycles sexuels des Mollusques Bivalves

Espèces	Auteur	Lieu des études	Stades	nb. total de stades	Longueur du cycle	Durée de l'émission de gamètes	Temp. pour l'émiss.
<i>Crenomytilus grayanus</i>	(38)	mer du Japon (baie de Pierre le Grand)	Repos sexuel. Début de la gamétogénèse Gamétogénèse active Résorption Période avant l'émission Emission	6	Année	mai -sept. (pics en mai et août)	8-10°
<i>Crenomytilus grayanus</i>	(121)	mer du Japon (baie de Vostock Est)	Repos sexuel Gamétogénèse d'hiver Gamétogénèse d'été Préparation de l'émission Emission de printemps Emission d'été	6	"	mai- juin août-sept.	pas de données
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	(29)	mer Noire	Reproduction de printemps Repos sexuel Reproduction d'automne Repos	4	"		pas de données
<i>Mytilus edulis</i>	(58)	mer Blanche				juin- août	8-12°
<i>Mytilus edulis</i>	(387)	golfe de Gascogne	Stades 0, 1, 2, 3;	4		avril-août	15-17°
<i>Patinopecten yessoensis</i>	(38)	mer du Japon (baie de Pierre le Grand)	Repos sexuel Début de la gamétogénèse Gamétogénèse active Période avant l'émission Emission	5		mai-mi-juin	10-12°

<i>Swiftopecten swifti</i>	(55)	mer du Japon (baie de Pierre le Grand)	Croissance Maturation Maturité Emission Post-émission	5	Année	août-mi-sept.	21-22°
<i>Chlamys distorta</i> <i>Chlamys varia</i> <i>Chlamys tigerina</i> <i>Chlamys striata</i> <i>Chlamys furtiva</i>	(457)	côtes d'Espagne	Repos sexuel Croissance Maturité	6	"	mai-août juin juin août-sept. novembre	pas de données
<i>Spisula sachalinensis</i>	(85)	mer du Japon (baie de Pierre le Grand)	Gamétogénèse Emission	2	"	mi-juin début juillet	pas de données
<i>Merceneria stimpsoni</i>	(55)	mer du Japon (baie de Pierre le Grand).			"	juillet août	pas de données
<i>Macra sulcataria</i>	(55)	id.				juillet	id
<i>Mya arenaria</i>	(58)	mer blanche				mi-juin-sept.	10-13°
<i>Hiatella arctica</i>	(58)	id.				juin-août	5-12°
<i>Anodonta couperiaca</i>	(303)	rivière de Floride	Ovogénèse précoce Ovogénèse moyenne Maturité Repos	4	Année	sept.-nov.	pas de données
<i>Portlandica imbecilis</i>	(303)	rivière de Floride	Ovogénèse précoce Ovogénèse moyenne	pas de données	"	décembre- mai	18-20°
<i>Portlandica arctica</i>	(58)	mer blanche	Emission	"	"	juin-août	- 1,4 à - 1,6°
<i>Crassostrea gigas</i>	(141)	mer du Japon	Croissance Emission Post-émission	4	"	août-sept.	20-21°

<i>Crassostrea gigas</i>	(324)	côte Sud du Japon	-	-	"	fin août- début sept.	pas de données
<i>Crassostrea gigas</i>	(170)	Californie	-	-	"	fin juillet- début août	"
<i>Crassostrea gigas</i>	(456)	Canada et Bretagne, Colombie				fin juillet- début août	"
<i>Ostrea edulis</i>	(371)	baie de Tomales (Californie)	Gamétogénèse Maturation Emission Repos sexuel	4	"	mi-sept. pic en juillet	15-16°
<i>Ostrea edulis</i>	(445)	côtes d'Angleterre	Gamétogénèse Maturation Emission Repos sexuel	4	"	juillet-août	15-16°
<i>Ostrea lurida</i>	(218)	Sud de la Californie	-	-	"	frai sur 7 mois pic juin-juillet	16°
<i>Spisula sachalinensis</i>	(504)	île d'Hokkaïdo	Croissance précoce. Croissance tardive. Maturité Emission Repos sexuel	6	"	août	pas de données
<i>Patinopecten yessoensis</i>	(532)	mer du Japon	Formation des ovogonies. Croissance des ovocytes Emission Post-émission	5	"	-	"
<i>Crassostrea virginica</i>	(345)	Ile du Prince Edward (Canada) Sud du Groenland	Début de la croissance sexuelle Période avant l'émission. Emission Post-émission	4		fin juillet début août	"
<i>Crassostrea virginica</i>	(170)	baie de Tomales	Croissance de printemps Maturation Emission Repos sexuel	4		avril-juillet	"

<i>Crassostrea virginica</i>	(170)	Long Island	Croissance de printemps Maturation Emission Repos sexuel	4		juin-août	"
<i>Crassostrea glomerata</i>	(228)	Nouvelle-Zélande	Maturation Période avant l'émission Post-émission	4		janv.-février	20°
<i>Crassostrea glomerata</i>	(149)	Océan Indien (Pakistan)	Gamétogénèse Emission Post-émission Repos sexuel	4		mai-octobre	16,5 à 20-25°
<i>Saccostrea cucullata</i>	(154)	Océan Indien	Gamétogénèse Emission Post-émission Repos sexuel	4		1e em. janvier 2e em. mai-juin 3e em. oct.-nov.	pas de données
<i>Musculus laevigatus</i>	(58)	mer blanche	-	-	"	juin-octobre	4-12°
<i>Musculus discors</i>	(58)	mer blanche	-	-	"	juin-octobre	4-12°
<i>Astarte borealis</i>	(58)	"	-	-	"	juin-sept.	4-12°
<i>Astarte elliptica</i>	(58)	"	-	-	"	juin-mi sept.	4-12°
<i>Anomalocardia brasiliiana</i>	(436)	Portugal	Début de la gamétogénèse Croissance des ovocytes Maturation Emission Repos sexuel	6	"	pas de données	pas de données

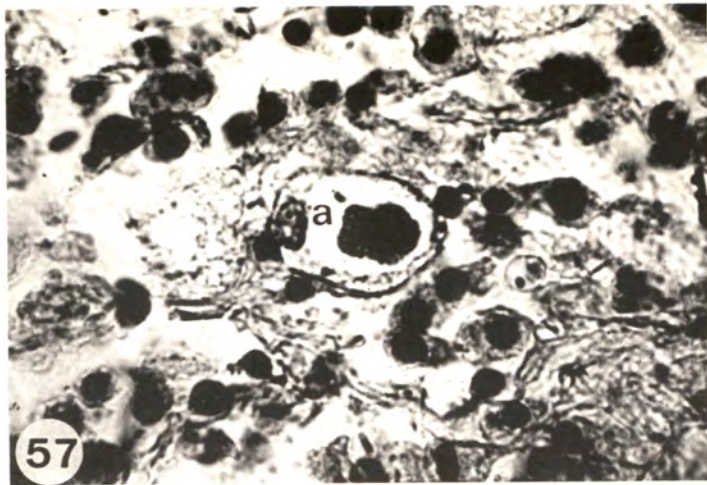


Fig. 57 : Globulocyte (a) dans la gonade du pecten de Yeso.
(on aperçoit la grosse vacuole contenant un grain)
Hématoxyline jaunâtre (x 1000)

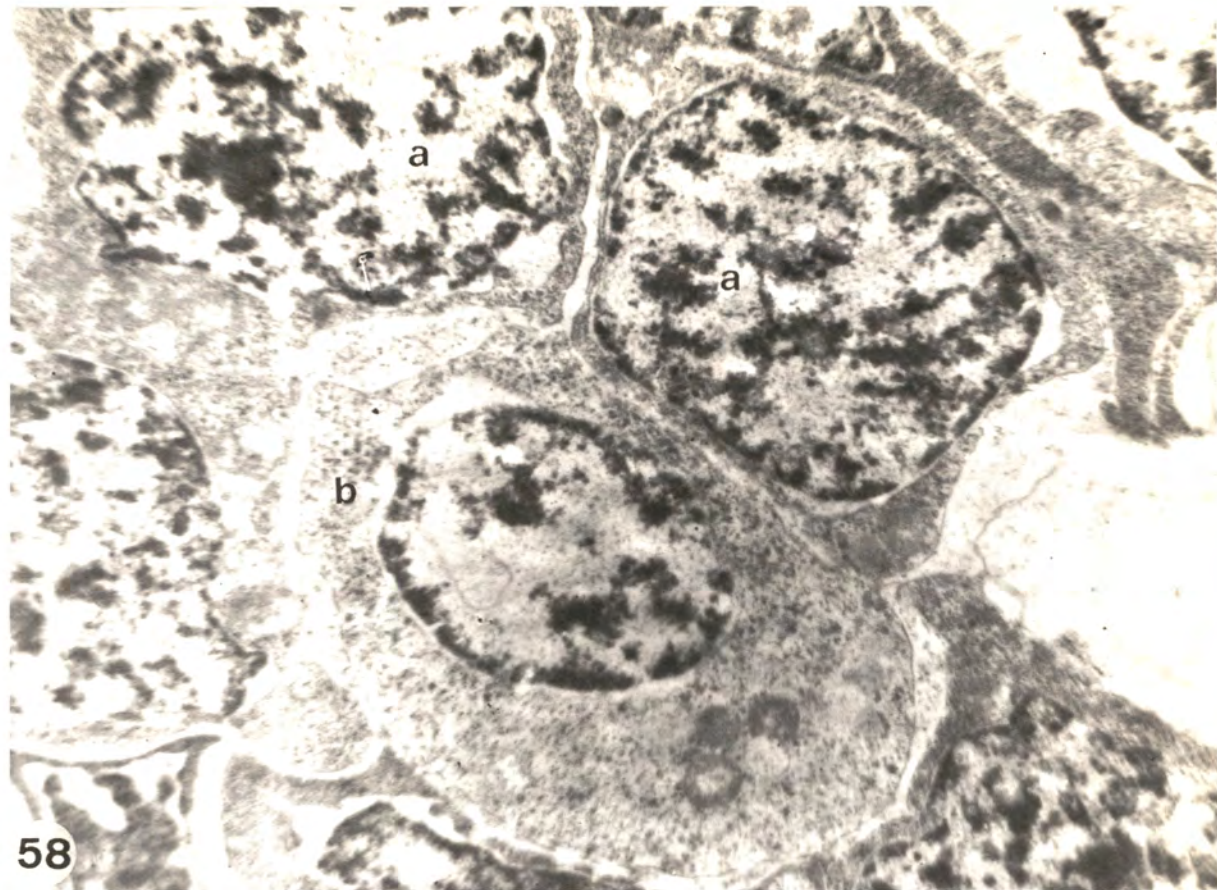
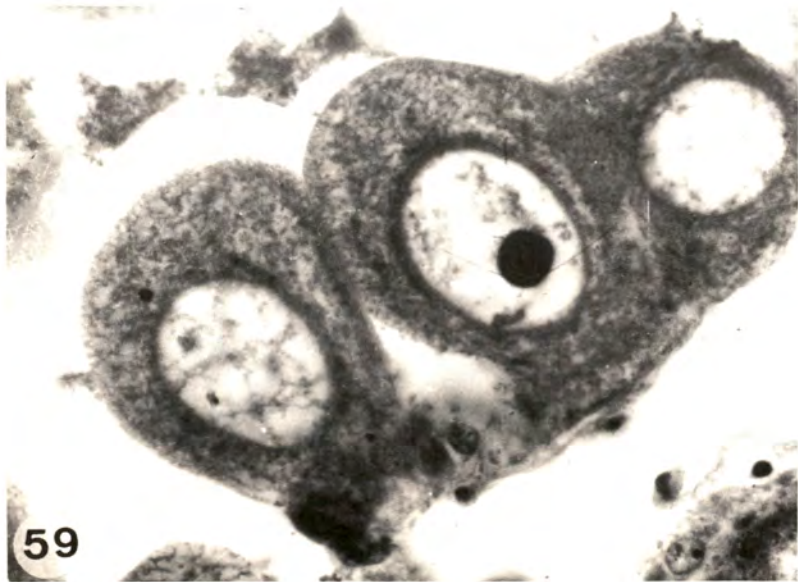


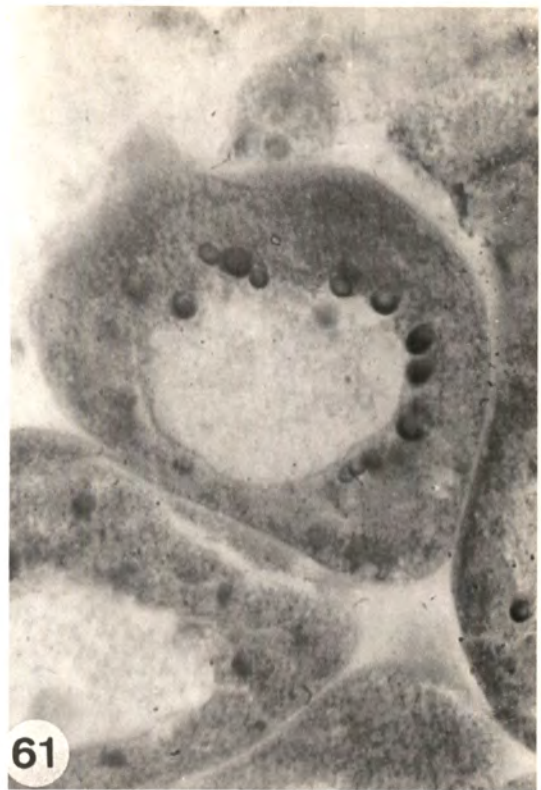
Fig. 58 : Oögonies (a) et oöcyte de stade I (b) dans la gonade de pecten (x 15 000).

Fig. 59 : Oöcytes de stade II à base large, fixés à la membrane basale de l'acinus (x 400).





60



61

Fig. 60 : Ovocytes de stade III.
(on notera le pédoncule d'attache de l'ovocyte à la membrane basale).

Hématoxyline jaunâtre (x 400).

Fig. 61 : Ovocyte de stade IV, libre dans la lumière de l'acinus.

Coloration de Brachet (x 400).



62

Fig. 62 : Spermatogonie du pecten de Yeso (x 15 000).

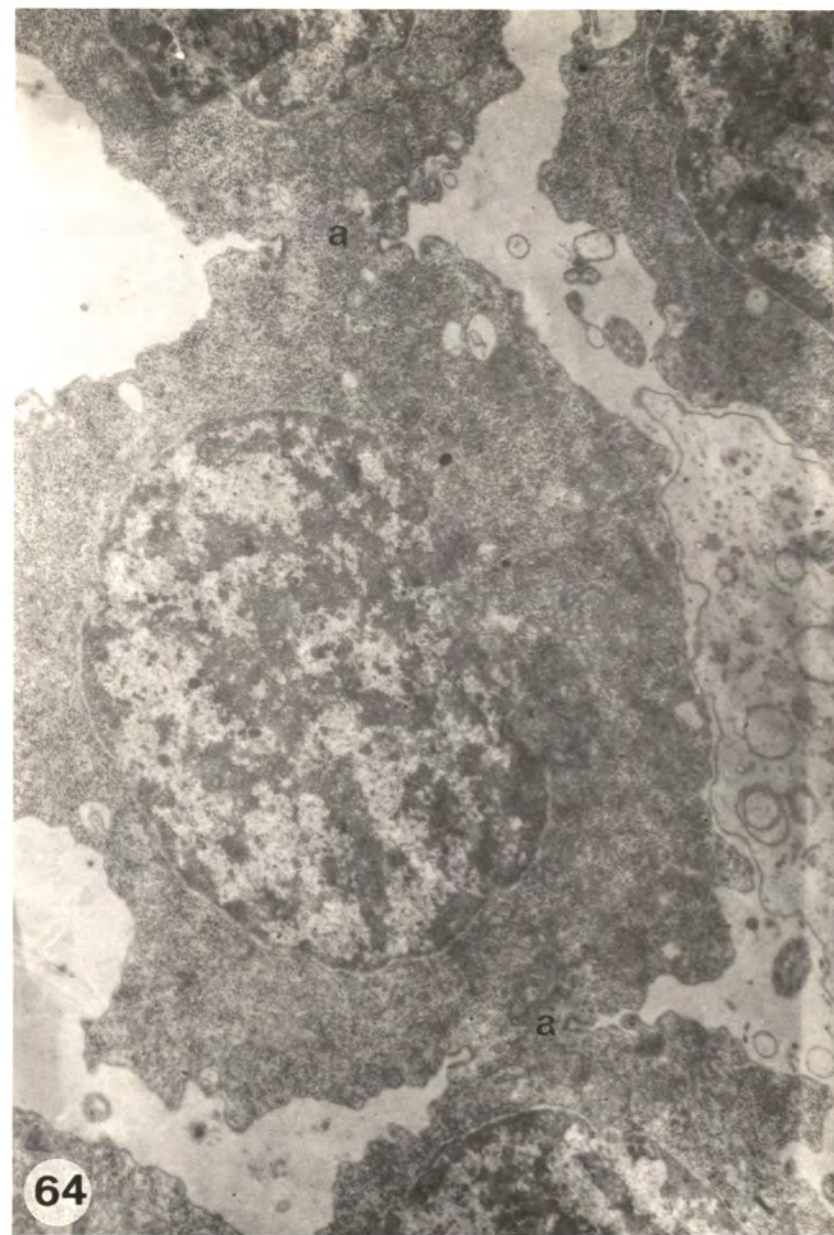
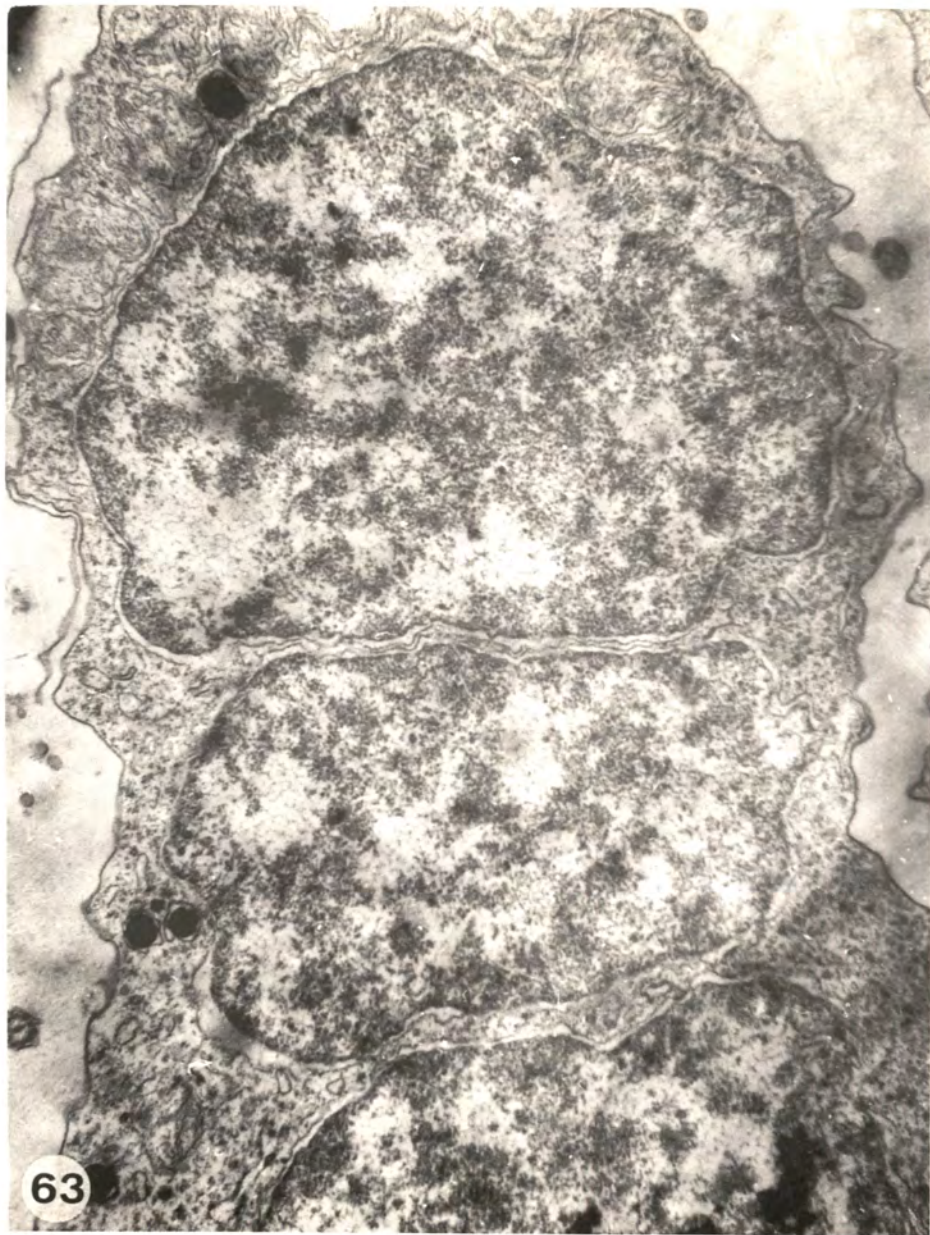
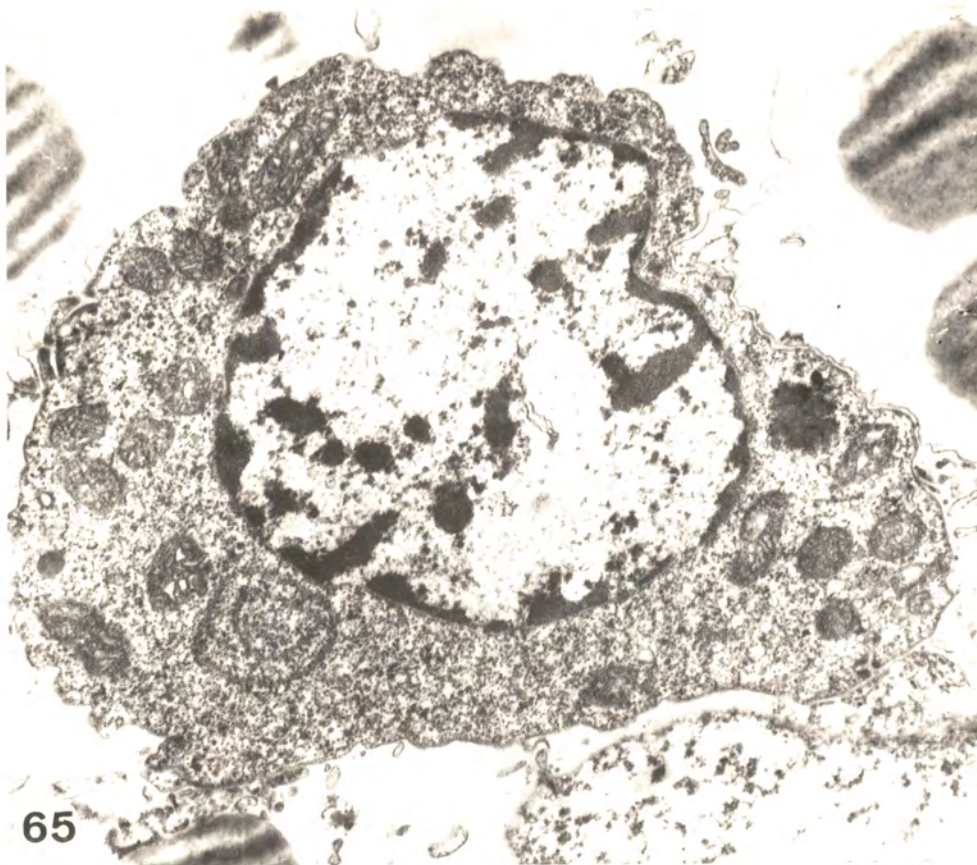
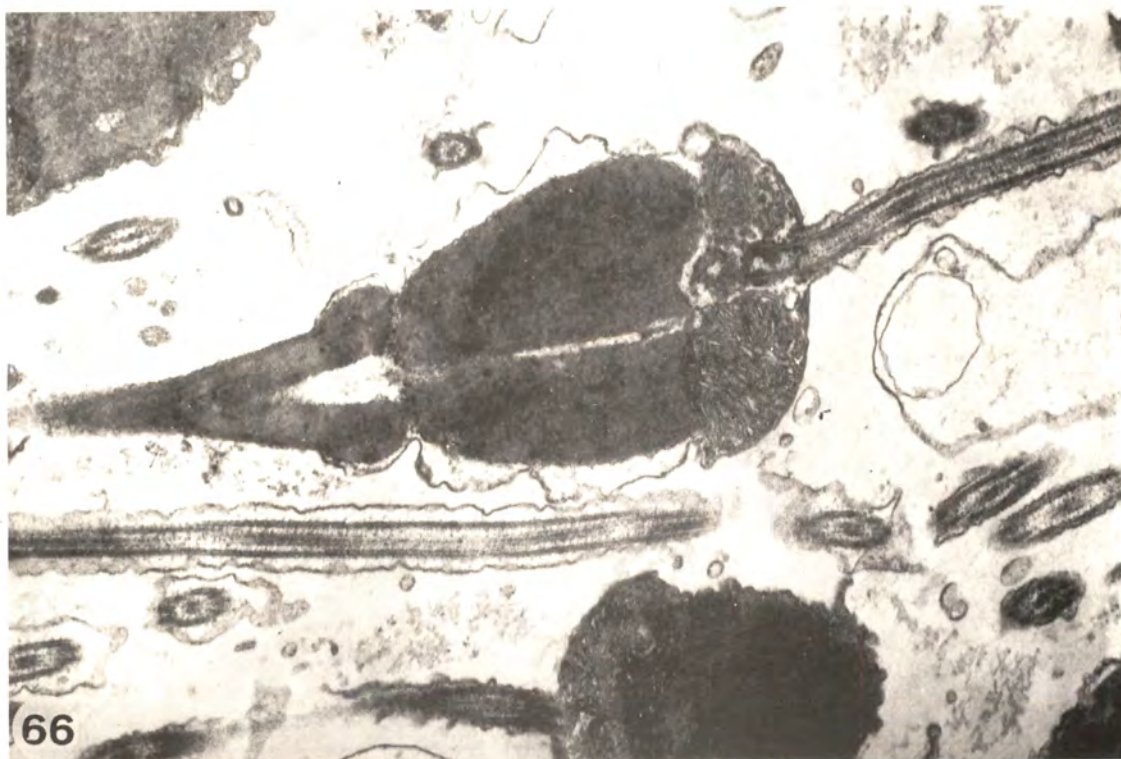


Fig. 63 : Spermatogonie trinuécléée du pecten (x 10 000). Fig. 64 : Spermatocyte de 1er ordre (préméiotique)
(on aperçoit les ponts cytoplasmiques (a) (x 10 000)



65

Fig. 65 : Spermatocyte en méiose
(la chromatine est condensée dans les chromosomes et on voit
des inclusions intranucléaires. x 10 000. Préparation de A.L.
DROZDOVA).



66

Fig. 66 : Spermatozoïde de la moule de Gray.
(x 10 000. Préparation de A.L. DROZDOVA).

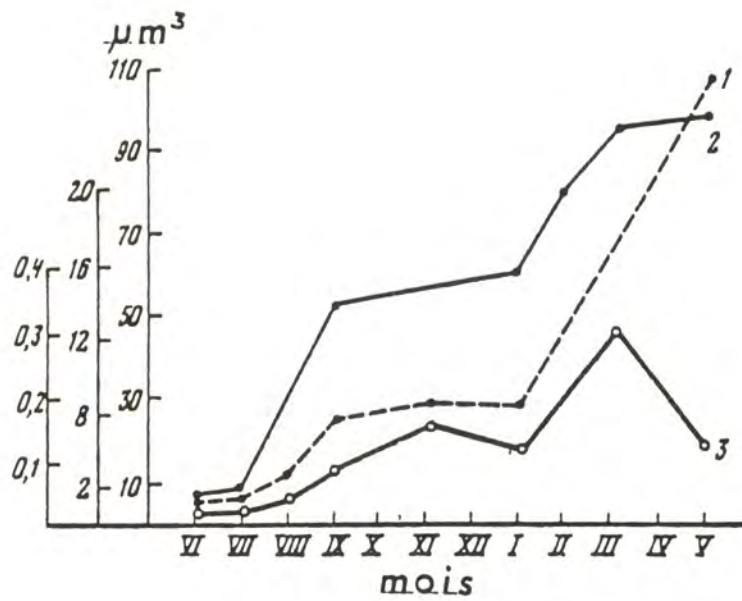


Figure 67 : Caractéristique saisonnière de la croissance des ovocytes du pecten de Yeso.

1 - Cellule ; 2 - Noyau ; 3 - Nucléole ; en ordonnées (de droite à gauche) volumes de la cellule, du noyau et du nucléole (en 1000 μm^3).

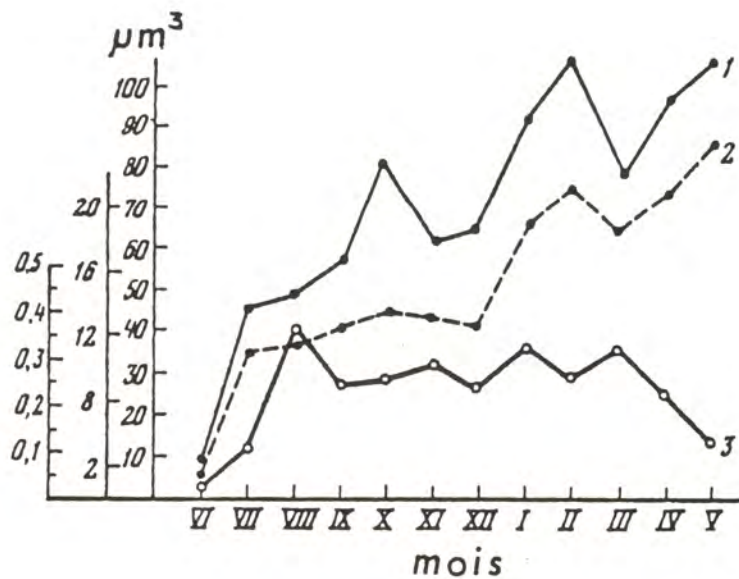
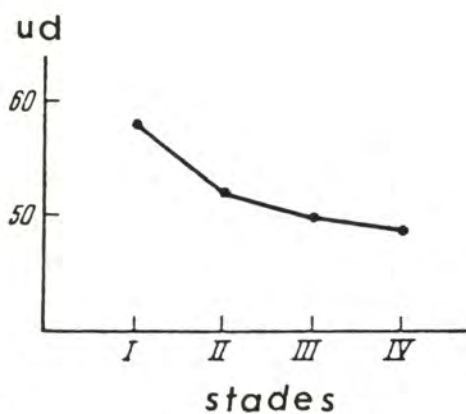
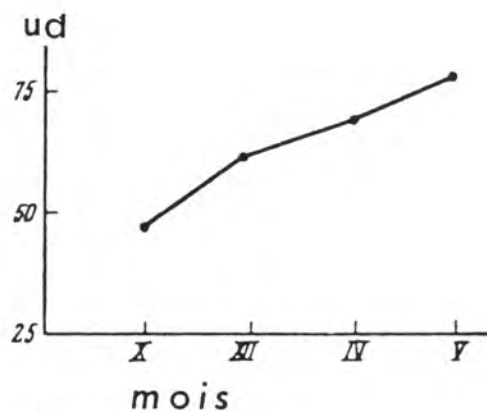


Figure 68 : Caractéristique saisonnière de la croissance des ovocytes de la moule de Gray.

1 - Cellule ; 2 - Noyau ; 3 - Nucléole.



69

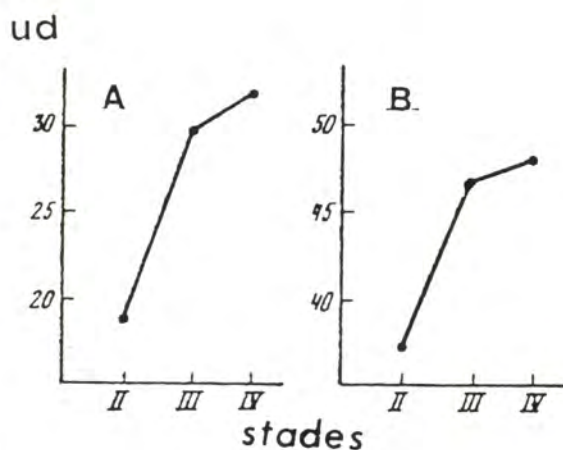


70

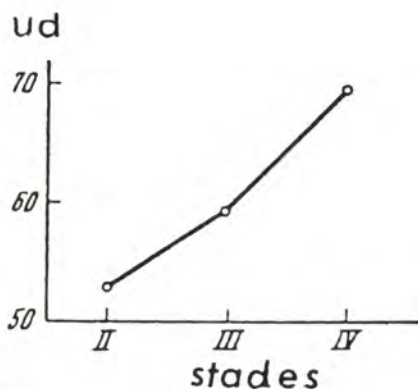
Figure 69 : Concentration de l'ARN dans les ovocytes en croissance de la moule de Gray.

En abscisses : stades de croissance des ovocytes ; en ordonnées : unités densitométriques, u.d.).

Figure 70 : Concentration d'ARN (en unités densitométriques) dans les ovocytes libres du pecten de Yesso aux différentes saisons de l'année.



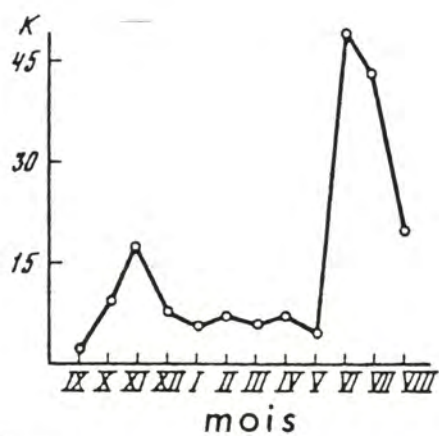
71



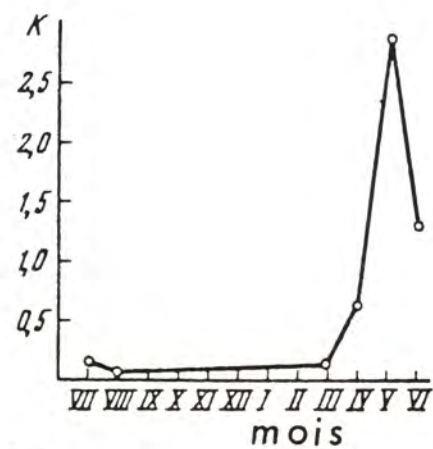
72

Figure 71 : Concentration de protéine totale (en unités densitométriques) dans les ovocytes du pecten de Yesso (A) et de la moule de Gray (B) à différents stades.

Figure 72 : Concentration des polysaccharides (en unités densitométriques) dans les ovocytes du pecten à différents stades.



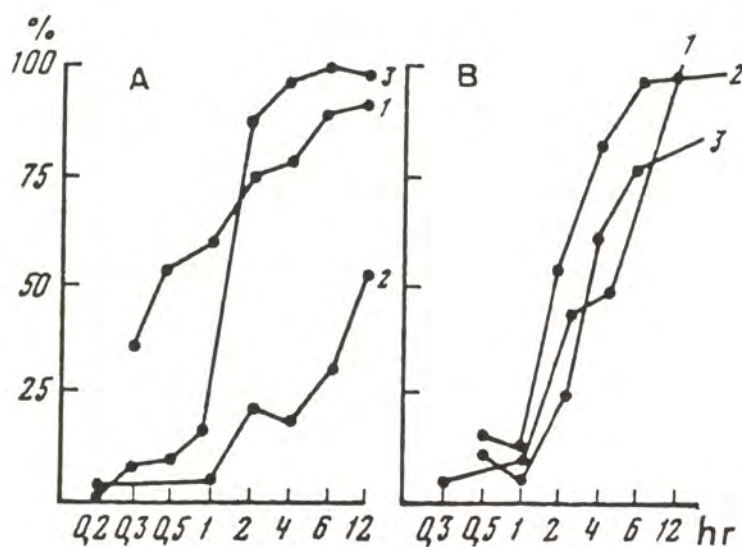
73



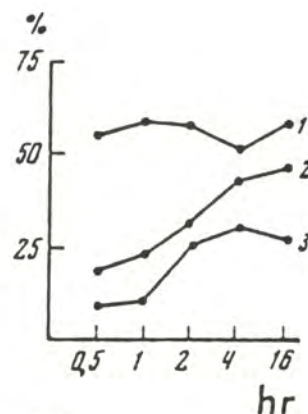
74

Figure 73 : Variation du coefficient de maturation (K) de la gonade mâle du pecten de Yesso au cours de l'année.

Figure 74 : Variation du coefficient de maturation (K) de la gonade mâle de la moule de Gray au cours de l'année.



75



76

Figure 75 : Incorporation de précurseurs marqués dans la synthèse des acides nucléiques dans les cellules sexuelles du pecten mâle.

A - Pourcentage de noyaux marqués par la ^3H -thymidine dans les spermatogonies en novembre (1), en janvier (2) et dans les noyaux des spermatocytes de 1er ordre en janvier (3).

B - Pourcentage de spermatogonies marquées par la ^3H -uridine en novembre, avec des traces dans : 1 - le nucléole ; 2 - le noyau ; 3 - le cytoplasme. En abscisses : temps d'incubation (h) ; en ordonnées : quantité de cellules marquées (en %).

Figure 76 : Incorporation de ^3H -uridine dans les spermatogonies en mars.

1 - nucléole ; 2 - noyau ; 3 - cytoplasme.

En abscisses : temps d'incubation (h) ; en ordonnées : quantité de cellules marquées (en %).

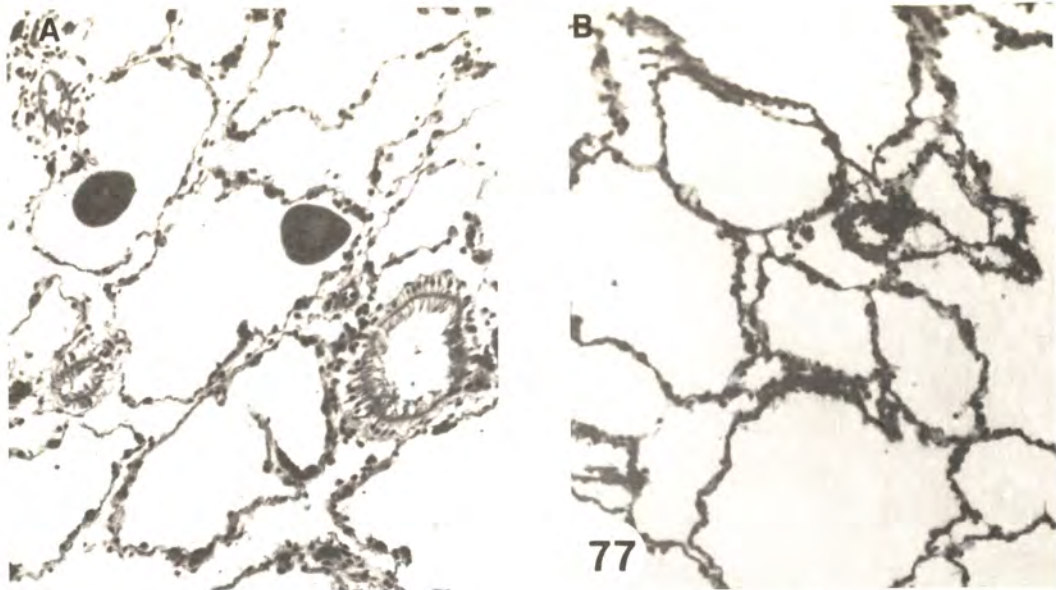


Fig. 77 : Glande génitale du pecten de Yeso ♀ (A) et ♂ (B) au cours du repos sexuel.
Hématoxyline jaunâtre (x 100).

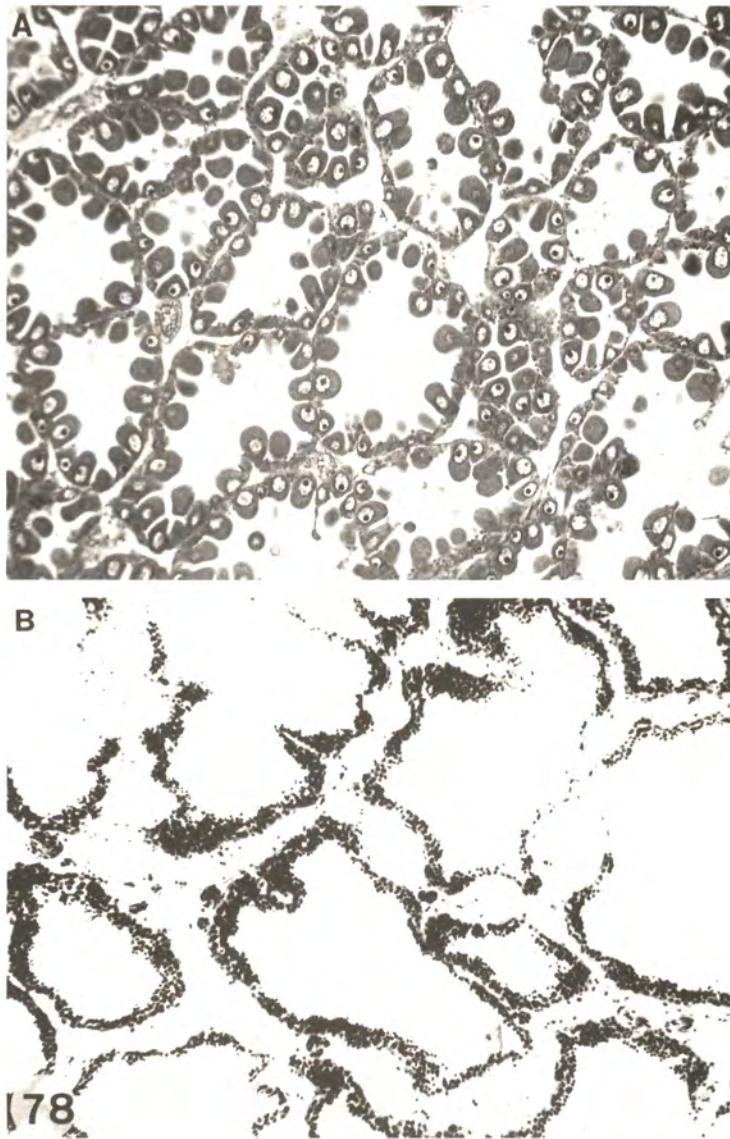


Fig. 78 : Glande génitale du pecten de Yeso ♀ (A) et ♂ (B) en début de croissance.
(on remarque en A : les petits ovocytes pariétaux, en B : les spermatogonies et spermatocytes préméiotiques)
Hématoxyline jaunâtre (x 100).

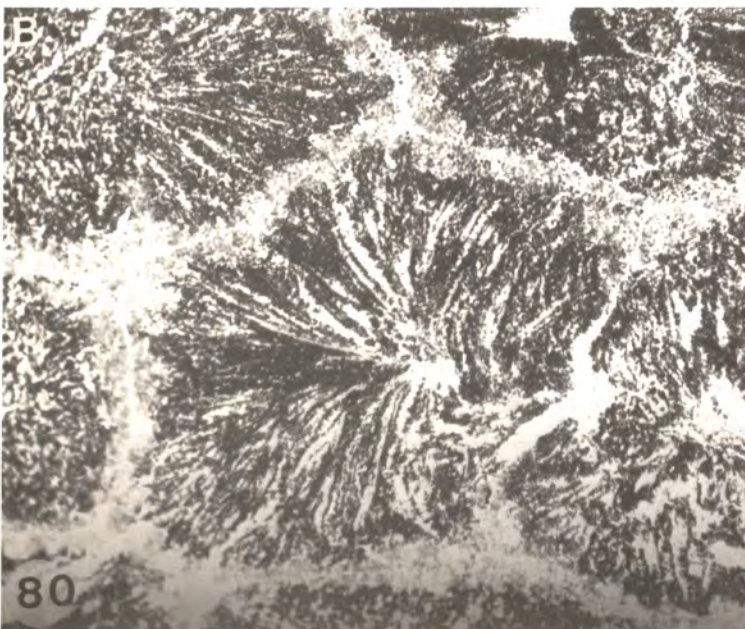
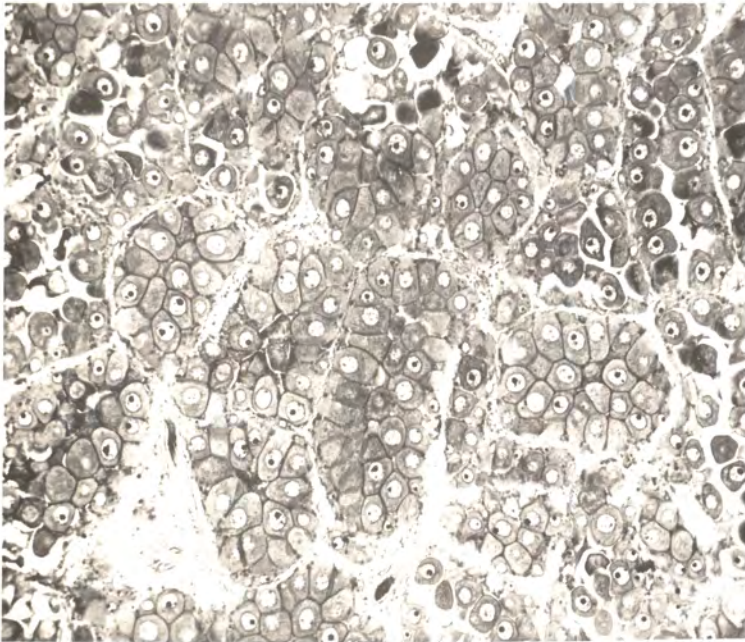
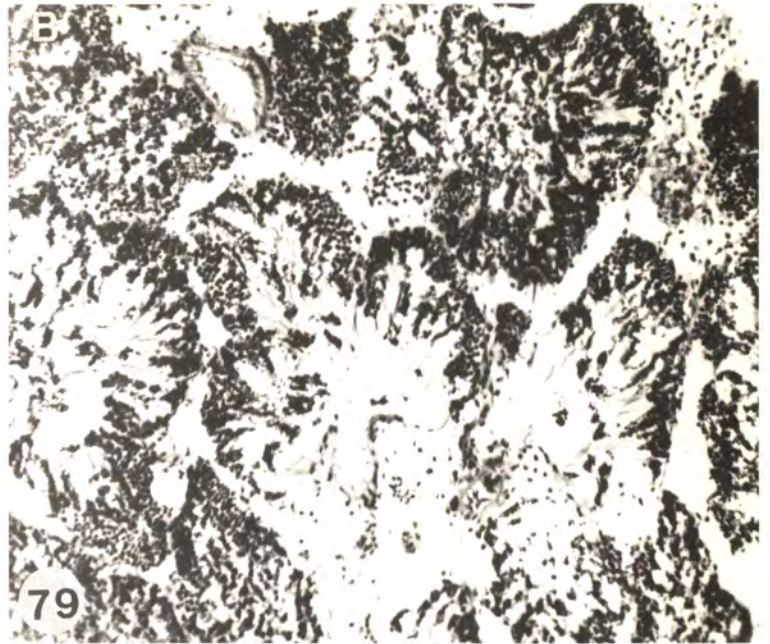
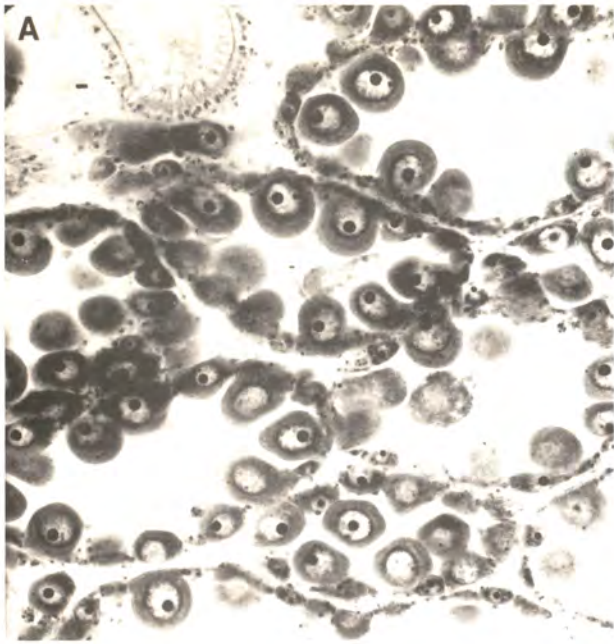
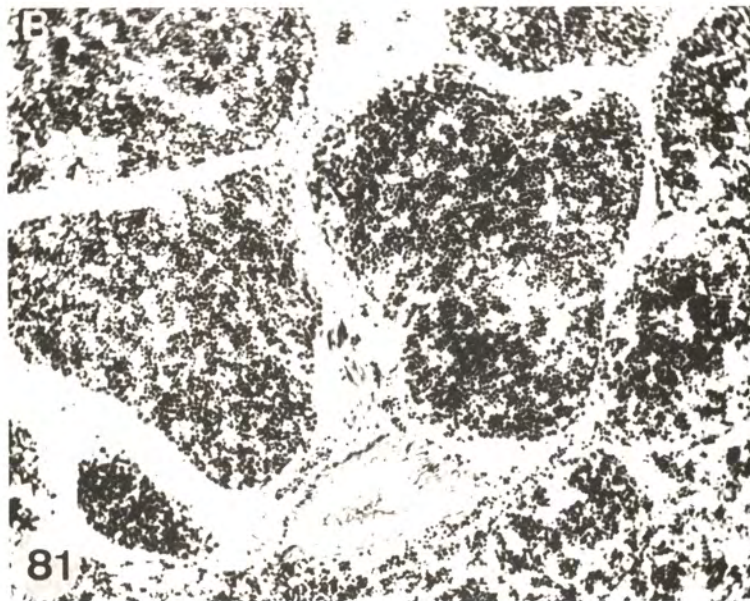
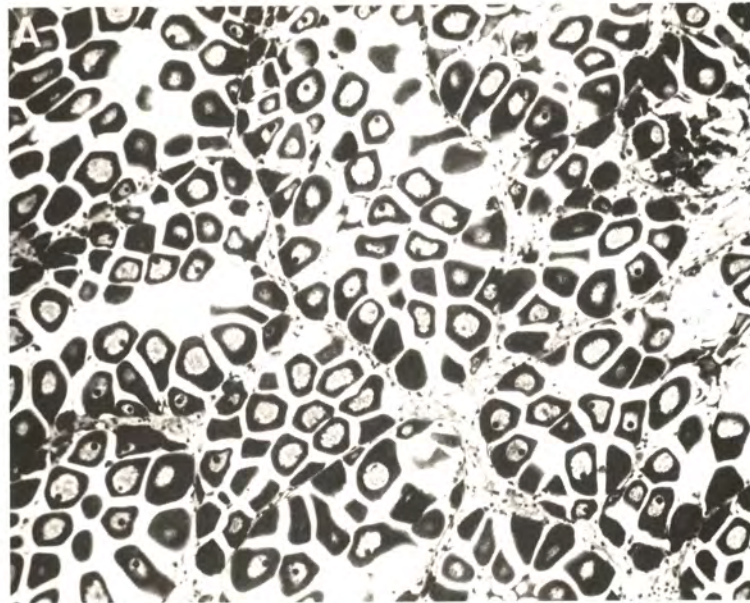
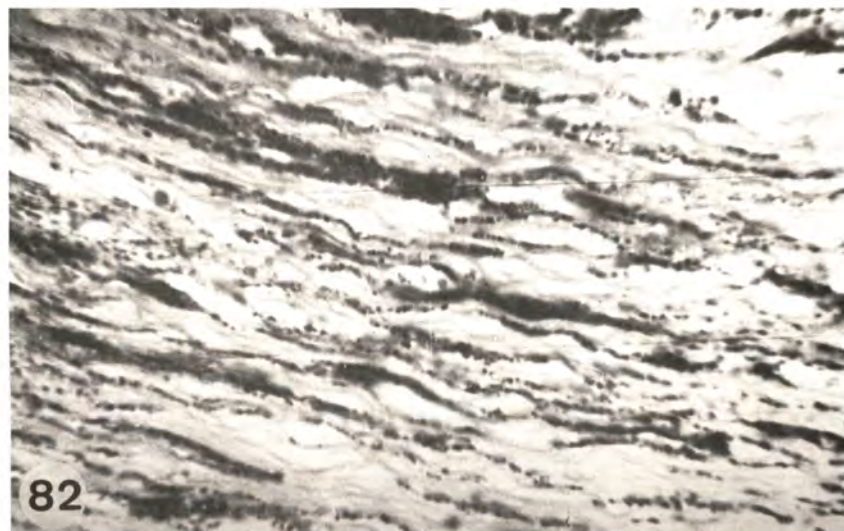


Fig. 79 : Glande génitale du pecten de Yeso ♀ (A) et ♂ (B) au stade de gamétogénèse active. Hématoxyline jaunâtre (x 100).
 Fig. 80 : Glande génitale du pecten ♀ (A) et ♂ (B) au stade précédant l'émission. Hématoxyline jaunâtre (x 100).



81

Fig. 81 : Glande génitale de pecten *O* (A) et *O*³ (B) au stade d'émission
Hématoxyline jaunâtre (x 100).



82

Fig. 82 : Evacuation massive de matériel de neurosécrétion Gomori-positif
le long d'un axone avant l'émission chez le pecten de Yeso.
Fuchsine paraldéhyde et contre-coloration à l'azan de Heidenhain
(x 1800).

CHAPITRE 5

MECANISMES ENDOGENES DE LA REGULATION DE LA FONCTION REPRODUCTRICE

Les recherches effectuées au cours des 40 dernières années ont montré de façon concluante que chez tous les Invertébrés le système reproducteur était soumis à une régulation neurohormonale. Chez les hydres d'eau douce (Coelentérés), les produits des cellules neurosécrétrices de l'hypostome freinent la gamétogénèse et stimulent la reproduction asexuée (508). Les neurones des ganglions cérébroïdes de Némertes et des Oligochètes émettent des facteurs bloquant le développement de la gonade (305, 469). Chez les Annélides, les substances hormonales produites par les cellules nerveuses ont une influence sur la vitellogénèse qu'elles accélèrent et sur la méiose qu'elles interrompent au début de la prophase (234). Chez les Echinodermes, la régulation hormonale de la gamétogénèse et du frai est particulièrement importante, surtout chez les étoiles de mer dont les neurohormones polypeptidiques stimulent la croissance et la maturation des ovocytes tout comme l'émission des gamètes (45, 209, 337, 339). Chez les Crustacés, des neurohormones induisent le changement de sexe et, chez les Insectes, elles contrôlent la synthèse des protéines dans les ovocytes. Une destruction sélective de la partie du cerveau qui contient les cellules neurosécrétrices entraîne des degrés variés de stérilité, comme on l'observe très nettement chez les Hémiptères (234). Des cellules nerveuses spécialisées, capables à la fois de transmettre les influx nerveux et de sécréter dans l'hémocoèle des substances actives biologiquement, apparaissent comme les sources de ces hormones. Il résulte de ces considérations que les régulations nerveuses et endocrines des processus de la reproduction ne diffèrent pas fondamentalement et ne s'opposent pas, comme on l'a cru auparavant (264).

Les médiateurs classiques de l'influx nerveux, sérotonine, dopamine, noradrénaline, agissent, en effet, sur la gonade par la seule voie humorale, comme par exemple sur la gonade d'oursin (134). Les granules peptidergiques qui, morphologiquement, représentent la forme concrète des hormones, parviennent aux muscles et aux vaisseaux sanguins de la paroi de la glande reproductrice des Bivalves avec le flux axonique (21). Ce n'est pas par hasard que la dualité des systèmes nerveux et endocriné se trouve unifiée dans le concept de neuroendocrinologie, comme on l'admet maintenant, concept dans lequel la cellule nerveuse est considérée comme une unité fonctionnelle.

Le mécanisme du contrôle hormonal du système reproducteur des Invertébrés devient progressivement plus complexe au fur et à mesure que les fonctions reproductrices se perfectionnent. Dans le cas le plus simple, le produit des cellules neurosecrétrices agit directement sur les gamètes (Coelentérés). Les influences hormonales se compliquent par l'apparition, entre le neurone et les gamètes, de cellules dont les sécrétions sont des intermédiaires de l'influence des neurohormones (Echinodermes).

L'action hormonale sur la cellule sexuelle est multiple. D'après Gersch, les neurohormones des Invertébrés peuvent modifier la perméabilité de la membrane plasmique, renforcer les fonctions des isoenzymes, régulariser l'activité des gènes. Cependant, la manière dont les neurohormones stimulent la gamétogénèse chez les Invertébrés est identique à celle des autres animaux. L'adénylcyclase est activée dans la cellule sous l'action de l'hormone, amenant la formation de 3'-5' adenosine monophosphate (AMP). On a montré que n'importe quelle hormone protéique changeait le métabolisme et la fonction de la cellule par le biais de la 3'-5' AMP cyclique (264).

Chez les Invertébrés, la même hormone peut avoir un spectre d'action assez large et montrer des effets opposés sur les fonctions reproductrices et somatiques. On connaît chez les Coelentérés, les Némertes et les Oligochètes, des neurohormones qui inhibent l'activité sexuelle et activent les processus somatiques ; chez les Insectes, l'hormone juvénile bloque la maturité sexuelle en même temps que la croissance (234, 235). On considère comme un phénomène général du contrôle des processus de reproduction chez les Invertébrés, l'existence d'un feedback négatif au profit de la gonade. On entrave la neurosecrétion chez les Annélides en introduisant dans l'animal une suspension d'ovocytes. On a obtenu par une méthode biochimique un polypeptide avec des propriétés analogues, à partir de cellules reproductrices (234). Il se forme dans les gonades des étoiles de mer des substances qui répriment la croissance des ovocytes et inhibent l'émission des gamètes, induite par une gonadostimuline polypeptidique des nerfs radiaires (320, 321, 322, 323, 340). Ces substances inhibitrices ont été identifiées comme des glycostéroïdes et sont appelées astero-saponines A et B (322).

On peut déduire de ces exemples que le contrôle de la fonction reproductrice a, chez les Invertébrés, des points communs avec celui d'autres animaux et qu'il se traduit par l'existence de relations directes entre le système nerveux et la gonade et par celle d'actions de feedback.

L'endocrinologie de la reproduction a été assez bien étudiée chez divers Cephalopodes et Gastéropodes. Dans une revue faite par Golding, le contrôle endocrine des fonctions de reproduction est analysé chez un grand nombre d'animaux. Le spectre des actions des neurohormones s'avère particulièrement large chez les Gastéropodes où ces substances règlent les phases mitotique et méiotique de la spermatogénèse, la prolifération des ovogonies et leur différenciation, le début de la croissance des ovocytes et la vitellogénèse, la ponte des oeufs et le changement de sexe (274). L'action des neurohormones sur le système reproducteur a été étudiée avec apparemment moins de succès chez les Bivalves (334).

1. PREUVES CYTOLOGIQUES DU RAPPORT ENTRE LES ACTIVITES NEUROSECRETICE ET REPRODUCTRICE.

En ce qui concerne les relations des cycles d'activités neurosécrétrice et reproductrice, il nous faut tout d'abord citer les travaux où ces processus ont été étudiés, chez Mytilus edulis et Chlamys varia (388, 389). Une relation analogue a été découverte peu après chez Crassostrea virginica (422, 424) Dreissena polymorpha (148) et Anodonta cygnea (159). Gabe, dans un examen de la neurosécrétion et de son rapport avec la reproduction, cite 26 espèces de Bivalves chez lesquelles, d'après toutes les données, l'activité reproductrice dépend d'hormones sécrétées par des neurones (257). Les neurosécrétions, ayant un rapport avec la gamétogénèse et l'émission des gamètes, sont élaborées essentiellement dans des cellules nerveuses de petites dimensions (155, 394, 432, 433, 524). Les très grands neurones, ou bien ne sont pas sécréteurs, ou bien sécrètent des hormones qui agissent sur d'autres fonctions des Mollusques (257).

Chez la moule de Gray, le pecten de Yeso, comme chez d'autres Bivalves, c'est au stade du repos sexuel que l'on observe l'activité sécrétrice la plus faible (Tabl. 17). Cette période n'est pas longue chez la moule, mais elle dure plusieurs mois chez le pecten. L'activité sécrétrice des cellules nerveuses croît dès que la gonade parvient à un stade de début de croissance. Le nombre de neurones sécréteurs augmente dans tous les ganglions et beaucoup sont alors au stade II b.

La sécrétion d'hormones s'accroît particulièrement pendant la phase de "gamétogénèse active" chez les femelles et les mâles. C'est un stade très long pendant lequel la morphologie de la gonade et celle des ganglions nerveux changent radicalement. Le niveau le plus élevé de l'activité neurosécrétrice se situe dans la période qui précède l'émission des gamètes, période où l'on observe des changements cytoplasmiques très nets dans les cellules nerveuses des ganglions cérébropleuraux. La majorité des neurones est au stade IIa et la quantité de matériel neurosécrété est maximale. En quelques jours, presque toutes les cellules se déchargent de leur neurosécrétion dans les fibres nerveuses, jusqu'au moment de l'émission des gamètes (Fig. 82, 83). Une accumulation de neurosécrétions s'observe au stade de la "gamétogénèse active" dans les cellules gliales sous la capsule des ganglions. L'évacuation de la sécrétion augmente avant le frai, aussi bien à partir des gliocytes que des cellules nerveuses et, au moment de l'émission des gamètes, la glie se trouve vidée du matériel neurosécrété (Fig. 84, 85). Les processus se déroulent de manière comparable dans la gonade et les ganglions de Mytilus perna (524), Ostrea edulis, Aequipecten opercularis (394), Parveysia corrugata, Paphia laterisulca (433, 434) et d'autres Mollusques (Tabl. 17). L'existence d'une relation entre les activités reproductrice et neurosécrétrice a été aussi confirmée chez la moule de Gray et le pecten de Yeso, par une analyse des corrélations.

On a étudié les variations de volume des neurones et des cellules reproductrices et constaté que la taille des premiers change en fonction de leur activité sécrétrice et que la croissance des ovocytes est stimulée par des neurohormones (274). L'analyse a montré que le coefficient de corrélation entre les variations de volume des neurones des ganglions

cérébropleuraux et celles des cellules reproductrices est de + 0,31 pour la moule et + 0,45 pour le pecten. Ces valeurs montrent qu'il existe un lien positif entre la croissance des ovocytes et l'activité sécrétrice des neurones. Le coefficient de corrélation est plus faible pour les ganglions viscéraux : + 0,28 pour la moule ; + 0,33 pour le pecten. La valeur plus élevée du coefficient de corrélation pour les ganglions cérébropleuraux correspond au fait que la gamétogénèse dépend plus étroitement de ces ganglions (394).

Toutes les cellules sécrétrices ne jouent pas un rôle dans la gamétogénèse. Quelques neurones, notamment dans les ganglions viscéraux dont part l'innervation de nombreux organes internes, contrôlent d'autres fonctions du Mollusque et ont des cycles de sécrétion très courts (257). Il n'est pas possible de les compter et de les différencier complètement de ceux dont la sécrétion agit sur la fonction reproductrice. Cela introduit, en définitive, un élément d'incertitude dans l'analyse des corrélations.

En ce qui concerne les relations fonctionnelles entre la gonade et les ganglions, on pourrait, bien sûr, évoquer les liaisons nerveuses directes qui existent entre eux. A une certaine époque, pourtant, Gabe déplorait l'absence de preuves de ce genre (257). Depuis cette époque, la situation n'a pas considérablement évolué en trente ans. On n'a pas, en tout cas, tenté de trouver dans la paroi de la gonade des Bivalves, des axones avec des granules peptidergiques, bien que le rôle essentiel dans le transport du matériel de sécrétion soit assuré par le courant axoplasmique (434). Les preuves de la pénétration des neurohormones dans la glande reproductrice ont été obtenues très récemment en microscopie optique et en ultrastructure. On a découvert dans la gonade du pecten de *Yesso*, des fibres nerveuses contenant des granules peptidergiques qui sont en rapport étroit avec des parois de vaisseaux et des éléments musculaires (21). Le pecten n'est certainement pas une exception parmi les Mollusques et l'on trouvera, vraisemblablement, des fibres nerveuses analogues dans la gonade d'autres Mollusques.

On peut donc résumer en trois points les preuves cytologiques du lien entre la neurosécrétion et l'activité reproductrice : a) existence de processus biologiques liés temporellement dans la gonade et les ganglions nerveux ; b) existence d'une corrélation positive entre la variation de volume des neurones, qui reflète leur activité sécrétrice, et la croissance des ovocytes ; c) présence dans la paroi de la gonade d'axones contenant des granules peptidergiques, c'est à dire existence d'une preuve de l'acheminement direct des neurosécrétions à l'endroit où elles agissent.

2. PREUVES EXPERIMENTALES DU ROLE DES NEUROHORMONES DANS LA GAMETOGENESE ET DANS L'EMISSION DES GAMETES.

Les gonades des Bivalves sont innervées comme d'autres organes internes par le ganglion viscéral. L'ablation de ce ganglion entrave ou bloque complètement l'émission des gamètes (390). Différentes causes peuvent, dans ce cas, arrêter l'émission. D'abord l'interruption des connexions nerveuses normales : le contrôle réflexe de l'organe cesse et sa sensibilité aux stimuli externes diminue. En second lieu, une réduction de l'accumulation des neurohormones dans la gonade des Mollusques :

celles-ci sont véhiculées par le flux axonique et ont une influence directe sur le système musculaire. Enfin, le renforcement de l'action inhibitrice d'autres ganglions sur l'émission, particulièrement des ganglions cérébropleuraux (390). Les animaux qui ont subi l'ablation des ganglions viscéraux ne survivent pas au delà de 3 à 4 mois. Une usure se produit chez eux et s'étend, le tonus musculaire baisse et les processus de filtration sont troublés.

Des résultats analogues, concordants sur tous les points, ont été obtenus sur plusieurs espèces : Mytilus edulis, M. galloprovincialis, Chlamys varia, Parreysia corrugata (393, 434). Chez Paphia laterisulca, seulement, l'effet de l'extirpation du ganglion viscéral sur la rétention des gamètes, qu'il s'agisse de mâles ou de femelles (433), n'a pas été déterminant.

Plus intéressants, bien que ne concordant pas pour tous les auteurs, apparaissent les résultats obtenus à la suite de l'ablation des ganglions cérébropleuraux. Certains chercheurs, travaillant avec Chlamys varia, Mytilus edulis, M. galloprovincialis (390, 393), ont observé une émission précoce du matériel sexuel après l'extirpation de ces ganglions et ont conclu à la présence d'une substance endogène inhibitrice, sécrétée par les cellules nerveuses de ces ganglions.

L'ablation des ganglions cérébropleuraux ne trouble pas les fonctions vitales essentielles des Mollusques qui peuvent vivre de nombreuses années et servir ainsi de modèles à l'étude du rapport entre la gamétogénèse et les ganglions cérébropleuraux (390, 524). L'extirpation bilatérale des ganglions trouble, par contre, la reproduction en fonction du stade de maturité de la gonade où elle est opérée. Si l'intervention a lieu en période de repos sexuel ou au début du cycle, pendant la prolifération des gonies, on note alors un ralentissement de la maturation des cellules sexuelles chez les animaux opérés (393). Les expériences d'histochimie sur les mucopolysaccharides acides et neutres, le glycogène, les phospholipides ne permettent pas de juger si le taux de ces substances a changé dans les gamètes. Pourtant le taux et la répartition de l'ARN dans les ovocytes sont manifestement modifiés, ce qui ralentit leur croissance et retarde la maturation de la gonade (392).

Un autre aspect intéressant, en rapport avec la croissance des gamètes, a été observé dans les cellules nourricières. Dans ces éléments, appelés par Lubet tantôt "adipocytes granulaires", tantôt "amoebocytes", la synthèse des triglycérides et des phospholipides est entravée. Le nombre de ces cellules diminue et elles subissent assez fréquemment une atrophie. Le trouble du métabolisme lipidique dans les cellules nourricières a un caractère spécifique car il ne se produit pas dans d'autres organes comme la glande digestive. On peut en déduire, comme le fait l'auteur, qu'il s'agit d'un déséquilibre de la régulation hormonale (393). Il est évident que l'insuffisance des lipides, dont le rôle est d'être la source principale d'énergie dans les processus de croissance des ovocytes, apparaît comme l'une des causes de l'arrêt de la maturation de la gonade.

Des résultats opposés ont été obtenus après ablation bilatérale des ganglions viscéraux à la fin de la croissance des ovocytes. Si Lubet sur Mytilus edulis (390), Nagabushanam et ses coéquipiers sur Crassostrea virginica, Parreysia corrugata, Paphia laterisulca (420, 432, 433) ont constamment observé l'émission de gamètes après

l'ablation de ces ganglions, Antheunisse a trouvé une exception avec Dreissena polymorpha (148).

Antheunisse n'adhère pas, en effet, à l'hypothèse de Lubet sur l'influence inhibitrice directe des ganglions cérébraux sur la fonction reproductrice, puisque leur ablation pendant la croissance active des ovocytes demeure sans influence sur ce processus. Comme l'émission des gamètes se produit chez les Mollusques après la libération de la neurosécrétion des ganglions cérébropleuraux, on peut alors penser, à l'inverse de Lubet, que les hormones de ce ganglion ne bloquent pas, mais au contraire activent la ponte. D'après Antheunisse, Dreissena polymorpha est capable de se reproduire normalement pendant plusieurs semaines après l'ablation des ganglions cérébropleuraux, ce qui souligne encore une fois l'incertitude d'une influence inhibitrice directe des hormones de ce ganglion sur le frai. La plupart des animaux opérés ne présente pas de différences avec les témoins dans le délai d'émission des gamètes après l'extirpation des ganglions. La baisse de l'activité reproductrice de quelques individus peut elle-même s'expliquer par le traumatisme opératoire et l'affaiblissement du métabolisme général en l'absence des hormones des ganglions cérébropleuraux (148).

Les recherches qui ont été effectuées ces derniers temps ont abouti au rejet de la critique formulée par Antheunisse. En effet, l'ablation des ganglions cérébropleuraux produit régulièrement le même effet, c'est à dire une émission de gamètes anticipée par rapport aux animaux témoins (394, 431). Sachant que les facteurs externes synchronisent l'émission des gamètes chez les Mollusques, le rôle des neurohormones est de rendre les tissus de la gonade plus sensibles aux variations de la température, de la pression de la couche d'eau, de la salinité.

Néanmoins, les expériences avec ablation de ganglions n'avaient pas résolu la question de la cible de l'action hormonale : agissait-elle sur les cellules sexuelles, sur les récepteurs périphériques ou sur les muscles lisses ? Les expériences d'injections d'extraits de ganglions cérébropleuraux n'avaient pas, non plus, été très concluantes, l'effet escompté n'ayant pas été obtenu dans un seul cas. C'est pourquoi le rôle de la neurohormone dans le contrôle de l'émission des gamètes restait douteux. Heureusement, on a repris espoir pour clarifier la fonction des hormones avec une nouvelle méthode : la culture organotypique.

Les recherches ont été menées avec des mâles de Mytilus edulis, aux stades de croissance II et III de la gonade (315). Des morceaux de celle-ci ont été prélevés et cultivés sur le milieu de Streiff, séparément ou conjointement avec des ganglions cérébropleuraux ou viscéraux. On a observé alors deux états morphologiques très différents de la gonade, suivant la nature des ganglions introduits dans le milieu. En présence de ganglions cérébropleuraux, les cellules mâles se développaient tout à fait normalement, lorsque la gonade avait été mise en culture au stade II de sa maturation. Dans les mêmes expériences, avec une glande reproductrice au stade III, une lyse des spermatides se produisait en fin d'observation. On en a conclu que les ganglions cérébropleuraux produisaient un facteur responsable de la différenciation des spermatozoïdes, que ce facteur était élaboré essentiellement au stade II et disparaissait à la fin du stade III de croissance de la gonade. Simultanément avec la lyse des spermatides, on pouvait observer l'apparition d'un grand nombre de spermatogonies et de mitoses dans ces

cellules. Les gonades au stade II de leur maturation connaissent donc un renforcement caractérisé des processus de prolifération. Houtteville et Lubet (315) arrivèrent à la conclusion que les ganglions cérébropleuraux produisaient une hormone mitotique, stimulant la division des spermatogonies. En outre, une réduction du développement des cellules nourricières avait été observée dans la culture organotypique, avec un appauvrissement en matériel trophique (lipides, glycogène, protéines). Une mobilisation intense de ce matériel, comme on a pu le constater à la fin de chaque expérience, tendait à vider complètement les cellules nourricières * de leurs inclusions trophiques. Dans les trophocytes *, nom fréquemment donné à ces cellules, des aspects dystrophiques apparaissent sous forme de caryo- et cytolyses, de vacuolisations, aboutissant à une nécrose. Les auteurs ont conclu à la production par les ganglions cérébropleuraux d'une hormone contrôlant la mobilisation des protéines, glucides et lipides présents dans ces cellules, mobilisation qui fournit les substances trophiques nécessaires aux spermatozoïdes en voie de développement. La fonction des ganglions cérébropleuraux s'est finalement révélée assez étendue dans le contrôle des phénomènes de reproduction chez Mytilus edulis, allant du contrôle de la prolifération et de la différenciation des cellules sexuelles à celui de la couverture de leurs besoins en substances trophiques, grâce à l'utilisation du deutoplasme des cellules nourricières.

En présence de ganglions viscéraux, les expériences de culture ont donné, peut-on dire, des résultats franchement inverses (315). Indépendamment du stade de maturation de la gonade, on a pu voir dans toutes les expériences, la nécrose massive et la lyse des cellules reproductrices. Notons que dans les conditions naturelles, cet événement, connu comme résorption écologique des éléments sexuels ou résorption postérieure à l'émission, coïncide avec une diminution de l'activité des neurocytes (20).

On peut considérer, à la suite de ces expériences (315), que les hormones des ganglions cérébropleuraux jouent un rôle capital dans la résorption écologique des cellules reproductrices. Le métabolisme de ces cellules est troublé par un abaissement de l'activité neurosécrétoire ou par un blocage temporaire des processus de libération des hormones, ce qui aboutit à une dystrophie et une nécrose. Mais il y a, sans doute, d'autres mécanismes dans la résorption, que la culture d'organes a révélés. Ainsi, la production d'hormones stéroïdes est insuffisante, vu le faible développement des cellules nourricières (413) et cela trouble encore davantage les mécanismes de sécrétion des neurones.

Les neurohormones du ganglion viscéral contrôlent le développement normal des cellules nourricières. Les débris cellulaires qui se forment au cours des phénomènes de résorption écologique sont utilisés par les cellules nourricières sous forme d'inclusions trophiques, sous l'action des hormones de ce ganglion. Les centres nerveux viscéraux, par comparaison avec les centres cérébraux, ont une influence antagoniste sur la physiologie des cellules nourricières.

* n.d.t. : Les auteurs emploient aussi les termes de cellules nourricières ou trophocytes pour les cellules du tissu de réserve de M. edulis, extérieures à la gonade. Il s'agit, ici, non de cellules associées aux lignées germinales, mais des cellules adipo-granuleuses et des cellules vésiculeuses du tissu de réserve (tissu conjonctif ou storage tissue).

Si les premiers assurent la reproduction de ces éléments et le dépôt d'inclusions trophiques, les seconds mobilisent ce matériel trophique et diminuent les capacités vitales de ces cellules.

L'étude des cellules nourricières de la gonade de Crassostrea gigas, en cultures organotypiques, en présence de ganglions cérébropleuraux ou viscéraux, a confirmé la régulation par les neurohormones des ganglions cérébropleuraux du transfert des métabolites des cellules nourricières aux cellules reproductrices. La gamétogénèse se poursuit alors normalement. En présence de ganglions viscéraux, le matériel trophique s'accumule dans les cellules nourricières et la croissance des éléments sexuels se trouve déséquilibrée (397).

Les ganglions cérébropleuraux et viscéraux ont, donc, un rôle différent dans le contrôle de la gamétogénèse des Bivalves. Les ganglions cérébropleuraux sont responsables de la prolifération et de la différenciation des gamètes, de la mobilisation du matériel trophique des cellules nourricières et ont une action inhibitrice sur l'émission des gamètes. Les ganglions viscéraux interviennent dans le développement des cellules nourricières, dans l'accumulation des matériaux trophiques dans ces éléments et stimulent le frai.

Pourtant l'hypothèse d'un contrôle hormonal de la gamétogénèse, où les ganglions cérébropleuraux assument des fonctions dominantes, rencontre quelques objections. En premier lieu, parce que les animaux décérébrés, non seulement survivent, mais se reproduisent normalement. On doit admettre qu'il y a d'autres hormones, dans d'autres ganglions, susceptibles d'assurer une gamétogénèse normale, dans des conditions extrêmes. Lorsque les ganglions cérébropleuraux sont extirpés, ces mécanismes latents peuvent, évidemment, compenser l'action des ganglions retirés. Notons aussi que l'importance des ganglions cérébraux dans le contrôle de la gamétogénèse dépend du degré de céphalisation des animaux. Chez les Gastéropodes, par exemple, la décérébration conduit à la stérilisation de la gonade mâle ou femelle, c'est dire que les ganglions cérébraux ont une importance plus grande dans la gamétogénèse chez ces animaux que chez les Bivalves (274).

3. AMINES BIOGENES

La présence dans les ganglions nerveux et les axones du système périphérique de la gonade des Mollusques, de sérotonine et de catécholamines, les variations saisonnières des amines biogènes en liaison avec l'activité reproductrice, accréditent l'idée de la participation de ces substances dans le contrôle de la gonadogénèse (496).

Les amines biogènes interviennent sur le système reproducteur, vraisemblablement de plusieurs façons. Elles sont, d'abord, capables d'agir sur l'activité du système neurosécréteur peptidergique, soit en le stimulant, soit en le freinant. Elles contrôlent, ensuite, les fonctions des cellules nourricières de la gonade : leurs divisions, la production d'oestrogènes, l'accumulation et l'utilisation des inclusions trophiques du cytoplasme et leur transfert aux cellules reproductrices. Enfin, elles participent aux processus de prolifération, croissance et différenciation des gamètes, interviennent sur l'histogénèse de la paroi de la gonade, au fur et à mesure de sa maturation et commandent la contractilité et le

tonus du système musculaire de la gonade.

Dans certains cas, les amines biogènes tiennent le rôle de neurohormones, lorsqu'elles agissent par l'hémolymphe. Mais la sérotonine et les catécholamines contrôlent des processus comme l'histogénèse de la paroi de la gonade pendant le cycle reproducteur et son activité musculaire, par les fibres nerveuses, en tant que médiateurs de l'influx nerveux. Il faut, cependant, regretter la pauvreté des données concernant l'importance réelle des amines biogènes dans les phénomènes de la reproduction. Les hypothèses formulées sur la régulation de plusieurs étapes de la gamétogénèse par ces substances sont encore insuffisamment justifiées.

Chez les Mammifères, les catécholamines et la sérotonine ont une action antagoniste sur la neurosécrétion de l'hypothalamus. Les premières, adrénaline et noradrénaline, bloquent la production des neurohormones, que la dernière stimule (3). Chez les Mollusques bivalves, le point de vue sur l'influence de la sérotonine est relativement analogue et se base sur les deux faits suivants : chez Mytilus edulis, l'activité sécrétrice des neurones coïncide avec l'élévation du taux de la sérotonine au début du cycle de reproduction, le taux le plus élevé étant noté dans la période qui précède le frai et qui correspond à l'activité maximale du système peptidergique. On observe, parallèlement, que l'accroissement de la concentration de la dopamine est moins important et que celui de la noradrénaline est insignifiant (496).

Une autre influence possible des monoamines sur la sécrétion peptidergique apparaît dans le travail d'Herlant-Meewis sur les Annélides (306). En se référant principalement aux résultats obtenus chez les Mammifères et en partie chez les Insectes, l'auteur arrive à la conclusion que les amines biogènes assurent la libération des hormones dans le système circulatoire à partir d'organes neurohémaux. Chez les Bivalves (moule de Gray et pecten de Yeso), on observe une accumulation de neurohormones dans trois régions : a) une région intraganglionnaire, dans les cellules gliales qui forment des amas assez vastes ; b) une région intracapsulaire, au milieu des lacunes sanguines de l'enveloppe du ganglion nerveux ; c) dans les renflements des axones, en contact avec la paroi des vaisseaux sanguins du mur de la gonade. Les amines biogènes exercent vraisemblablement un rôle sur la libération des neurohormones dans le milieu humoral, à partir de ces organes. Les monoamines, issues des terminaisons nerveuses, sont capables de diffuser dans l'hémolymphe et les particularités du système circulatoire de la gonade permettent le transport de ces substances immédiatement vers les cellules sexuelles. On a montré que dans les ovocytes mûrs de l'oursin, la sérotonine et les catécholamines diminuent l'incorporation d'acides aminés marqués sur le carbone dans le cytoplasme (15). On a déduit d'expériences sur des ribosomes isolés que la sérotonine intervenait dans la biosynthèse des protéines, non pas sur le niveau de la transcription, mais par le changement de la perméabilité des membranes cellulaires et le transport intracellulaire. Les prostaglandines prennent part aussi à la libération des amines biogènes des terminaisons nerveuses (70).

La dopamine et la noradrénaline montrent un effet dépressif très remarquable, sur la synthèse des ARN et des protéines des ovocytes en développement de Strongylocentrotus nudus : les catécholamines ralentissent sérieusement la maturation de la gonade et reculent ainsi le moment de l'émission des gamètes (133, 134). Les amines biogènes stimulent

la biosynthèse des phospholipides dans les cellules de l'oursin. On a pu établir avec une méthode radiométrique que l'incorporation de ^{14}C d'acétate de sodium était plus rapide en présence de catécholamines que sans elles (134). Indiquons encore un processus que les amines biogènes sont capables de contrôler dans la gonade. De toute évidence le glucose, stocké sous forme de glycogène dans les cellules nourricières, est libéré sous leur influence en période de croissance des ovocytes (22).

Les hormones et les amines biogènes sont transportées jusqu'aux cellules reproductrices par voie sanguine. Leur action sur les processus intracellulaires s'exerce par le biais de l'ATP-cyclique. On suppose que les monoamines facilitent l'action des neurohormones et celles-ci, à leur tour, renforcent la sensibilité des cellules reproductrices à la sérotonine, à l'adrénaline et à la noradrénaline, c'est à dire que les actions de ces substances, qui sont interdépendantes, s'expriment sous la forme d'actions synergiques (70). On a établi, au cours de recherches sur les Vertébrés, que les catécholamines accroissaient la sensibilité des ovaires à l'action de l'hormone gonadotrope de la partie antérieure de l'hypophyse pendant la période d'ovulation. L'ocytocine, produit de la neurosécrétion hypothalamique, renforce les propriétés contractiles de la musculature lisse de la matrice, déjà sensibilisée par les catécholamines. Chez Mytilus edulis, la concentration maximale de la sérotonine dans les ganglions du système nerveux central coïncide avec la libération des neurohormones dans l'hémolymphe pendant la période du frai. Ainsi donc, le mécanisme final, soit l'acte de contraction des cellules musculaires entraînant l'expulsion du fœtus chez les Mammifères et celle des gamètes chez les Mollusques, est préparé de la même manière dans les deux groupes d'animaux avec des monoamines et des neurohormones.

Les amines biogènes montrent donc, chez les Bivalves, une influence sur les mécanismes centraux de la régulation neurohormonale des fonctions reproductrices. Celle-ci est basée sur la synthèse de neurohormones dans des cellules nerveuses et leur libération à partir de cellules gliales. Dans le système périphérique, la sérotonine et les catécholamines accroissent l'action spécifique des neurohormones sur la paroi de la gonade, les cellules reproductrices et les cellules nourricières. Mais il y a encore beaucoup de points à préciser, en ce qui concerne les mécanismes concrets par lesquels les amines biogènes contrôlent la fonction reproductrice.

4. ACETYLCHOLINE

Dans la gonade, les axones des cellules sensorielles locales contiennent de l'ACh, ainsi que les fibres cholinergiques issues des ganglions. Elles sont plus minces que les fibres aminergiques, et cela de plusieurs fois. Comme les axones cholinergiques ne sont en rapport qu'avec des cellules musculaires, il faut définir le rôle de l'ACh dans la gonadogénèse par ses propriétés médiatrices. En contrôlant le tonus de la musculature pariétale, l'ACh agit indirectement sur le développement des cellules reproductrices, en optimisant la circulation par des stimuli mécaniques. On pense aussi que l'ACh joue un rôle essentiel dans l'expulsion des gamètes de la gonade dans le milieu ambiant. Divers travaux, en particulier, font état de ce rôle de médiateur.

Chez les Bivalves marins (Spisula sachalinensis, Callista

brevisiphonata , Mactra sulcata , Peronidea venulosa) et d'eau douce (Anodonta complanata , A. piscinalis), la sensibilité du muscle cardiaque à l'ACh croît notablement en période de frai (106, 107). Les auteurs ont pu montrer que c'est au moment de l'émission des gamètes que la réaction à l'ACh est maximale. Les faits qui suivent s'accordent pleinement avec cette constatation. En dépit de la maturation complète de la gonade, que l'on observe, en général à la veille de l'émission des gamètes, la réaction du muscle cardiaque à l'ACh n'est jamais maximale avant et décroît très rapidement après. Au moment de la résorption des cellules reproductrices dans la gonade mûre, on n'observe pas d'accroissement de la sensibilité du tissu musculaire pour l'ACh. Un arrêt de l'émission des gamètes, pour des raisons écologiques diverses, fait reculer le pic de sensibilité jusqu'à nouvel ordre. L'accroissement de la sensibilité du muscle cardiaque est lié aux très grandes concentrations d'ACh (10^{-5} , 10^{-6} M) qui interviennent en période de frai dans l'expulsion des produits sexuels (106). En bref, les fibres cholinergiques agissent sur le muscle intramural de la gonade en élevant son tonus, ce qui engendre un accroissement de la pression interne de l'organe et l'émission du matériel sexuel.

Dans les conditions naturelles, le rejet des gamètes s'accompagne d'une forte pression de pulsion de la gonade. Ivata a récemment montré que chez l'oursin Hemicentrotus pulcherrimus , elle s'élève sous l'effet de l'ACh : en injectant une préparation d'ACh, la pression de la gonade s'élève à plus de 10 cm d'une colonne d'eau et entraîne l'émission des gamètes (327).

On n'a pas encore, chez les Bivalves, de preuves aussi convaincantes de la stimulation du frai par l'ACh. Néanmoins, quelques faits indirects, mais assez étonnants, permettent de prévoir la participation d'un mécanisme cholinergique à la régulation de la physiologie du muscle intramural de la gonade, en particulier pendant la période d'expulsion du matériel sexuel dans le milieu externe.

5. HORMONES STEROIDES

L'importance des hormones stéroïdes dans la régulation des fonctions de reproduction a été étudiée très en détail chez les Vertébrés. Chez les Invertébrés, ces mêmes facteurs qui stimulent activement le système reproducteur n'ont pas été connus pendant longtemps. C'est dans les trente dernières années que l'on a découvert les hormones stéroïdes chez les Invertébrés, y compris chez les Mollusques bivalves. On a constaté la présence d'oestrogènes dans les oeufs de Mactra solidissima (297), Pecten hericius (185), Crassostrea virginica (302), C. gigas (415), Mytilus edulis (379) ; de la progestérone et des androgènes ont été trouvés dans la gonade de Pecten maximus (473), Placopecten magellicanus (319) et Mytilus edulis (379).

Il existe des stéroïdes dans d'autres organes que l'appareil reproducteur, dans les diverticules de la glande digestive et dans les reins (410) et ceci a posé la question du lieu de synthèse de ces hormones, de leur provenance endogène ou exogène. Il fallait prouver que les hormones stéroïdes se formaient bien dans l'organisme des Bivalves et ne leur parvenaient pas sous une forme toute prête dans la nourriture. Pour cela, il fallait trouver les systèmes enzymatiques

responsables de la synthèse des stéroïdes dans les organes des Bivalves eux-mêmes. C'est Mori qui, le premier, est parvenu à résoudre ce problème. Il a montré par des méthodes histochimiques l'existence d'enzymes de synthèse des oestrogènes dans les tissus des huîtres en reproduction (415, 416). La découverte de 3β - hydroxy - $\Delta 5$ - stéroïde déshydrogénase a finalement prouvé l'existence d'un mécanisme endogène de biosynthèse des hormones stéroïdes comme le 17β - oestradiol chez les Bivalves (89).

En cultivant la gonade de Mytilus edulis, en milieu artificiel et en y introduisant des précurseurs de la stéroïdogénèse, on a découvert quatre systèmes relativement spécifiques de la synthèse des hormones stéroïdes : le complexe 3β -hydroxystéroïde déshydrogénase + $\Delta 5$ -4-isomérase, qui, en présence de prégnénolone, synthétise la progestérone, chez les mâles et les femelles au stade III de leur maturation ; la 17β - C_{20} -lyase, qui synthétise de l'androstérone en présence de 17β - hydroxyprogestérone, chez les Mollusques des deux sexes, à un stade II ou III de croissance de la gonade ; la 17β - hydroxystéroïde déshydrogénase qui, sur des substrats conformes, réalise d'une part, la biosynthèse d'androgènes chez les mâles et les femelles aux stades II et III de la gonadogénèse, et d'autre part, celle d'oestradiol, seulement chez les femelles qui sont en période de repos sexuel ou au stade I de croissance de la gonade ; la 5α - réductase qui, introduite dans un milieu avec des précurseurs d'androgènes, synthétise, de la testostérone * chez les mâles en stades II et III de maturation. La synthèse d'hormones stéroïdes en milieu artificiel n'était toutefois pas très abondante. Il ne se formait que peu d'hormones sexuelles mâles, en particulier, soit dix fois moins que d'oestrogènes (379).

On avait déjà émis l'hypothèse, dans les premiers travaux, que les hormones stéroïdes remplissaient les mêmes fonctions dans la régulation du système reproducteur des Mollusques que chez les Mammifères. Pourtant, au cours d'expériences sur les Gastéropodes, on avait obtenu des résultats divergents en leur injectant des stéroïdes : absence d'effets chez les uns et stimulation peu significative de l'activité sexuelle chez les autres (366, 367). On a expliqué cet effet faible, inattendu, des stéroïdes sur la gonade par l'importance capitale dans la régulation des processus de reproduction des Mollusques, d'hormones produites dans les ganglions nerveux (151, 178, 360, 361), ce que contredisaient les recherches d'autres auteurs (278, 279, 280). En injectant à des Mollusques Pulmonés de la déhydro-épi-androstérone et de la testostérone, ces chercheurs ont observé une stimulation de la spermatogénèse et une inhibition de l'ovogénèse. De plus, le 17β - oestradiol, provoquait une inversion du sexe, pendant la période de repos sexuel du mâle (89).

Les données de base sur l'action des hormones stéroïdes au niveau des fonctions reproductrices des Bivalves ont été réunies par Mori et ses coéquipiers (410 - 416). L'injection d'oestradiol à Crassostrea gigas augmente la respiration et la glycolyse des oeufs seulement : pas d'effet sur les reins ou les diverticules de la glande digestive. Autrement dit, la gonade est bien la cible de l'hormone (411). L'énergie utilisée pour la synthèse de l'hormone est tirée du glucose, déposé sous forme de glycogène. C'est parce que la glycolyse augmente au fur et à mesure de la maturation de la gonade, que le glycogène disparaît

* n.d.t. : des composés 5α -réduits comme la dihydrotestostérone et non la testostérone.

complètement des cellules nourricières au moment du frai (416). Des réserves insuffisantes d'hydrates de carbone entraînent l'inhibition de la synthèse des hormones sexuelles, ce qui trouble, non seulement les mécanismes reproducteurs, mais peut induire aussi un stress hormonal irréversible chez les animaux. Les auteurs expliquent la destruction massive d'huîtres dans l'un des golfes de la mer du Japon, par cette cause, précisément (413).

Les études histochimiques de la 3β -hydroxy- $\Delta 5$ -stéroïde déshydrogénase, responsable de la synthèse de stéroïdes, chez deux populations de Crassostrea gigas (l'une avec un cycle court et répété, l'autre avec un seul cycle annuel) ont établi avec certitude que l'accroissement de l'activité reproductrice et celui de l'activité enzymatique avaient lieu en même temps. A la suite de ces données, on pouvait conclure que la maturité sexuelle était contrôlée chez les huîtres par des hormones stéroïdes. L'injection de 3-benzoate d'oestradiol à des Crassostrea gigas femelles active la croissance des ovocytes et le développement de la gonade. Chez les mâles, les oestrogènes provoquent, lorsqu'ils sont injectés à un stade très précoce du développement de la gonade, une inversion du sexe (89). Le 1-3-benzoate d'oestradiol active la mobilité du sperme, accélère la fécondation et la segmentation des embryons de cette huître (412). Il en résulte que la sécrétion de 17β -oestradiol par la gonade des Mollusques a une fonction d'hormone femelle dans le cycle de reproduction (89).

Très importante est la question de la place qu'occupent les stéroïdes dans le système général du contrôle de la physiologie de la gonade. Sont-ils des produits indépendants ou sont-ils sous l'influence d'autres facteurs hormonaux ? Les hormones sexuelles agissent-elles sur le système neurosécréteur et quel est le caractère de leur action ?

Certains chercheurs français pensent que les hormones sexuelles des Bivalves ont la même importance que chez les Vertébrés dans la régulation de la fonction reproductrice (379). Chez les Vertébrés, la production d'hormones stéroïdes est sous le contrôle de gonadotropines. Chez les Bivalves, elle serait contrôlée par l'activité sécrétrice des neurones. A leur tour, les stéroïdes agissent sur la fonction sécrétrice des neurones, suivant le stade de développement de la gonade, soit en stimulant, soit en inhibant la production des neurohormones. Un des aspects de l'action réciproque des stéroïdes et des neurohormones est indiqué dans le travail de Baranyi. Par des injections répétées d'oestradiol à Anodonta cygnea, il a remarqué, au niveau des cellules nerveuses, que deux phénomènes se succédaient : tout d'abord le développement du réticulum endoplasmique granulaire et l'augmentation de la synthèse des neurohormones, puis l'évacuation de ce matériel. Or, l'accroissement de la biosynthèse des neurohormones a lieu parallèlement à l'accroissement de l'activité de la $\Delta 5 - 3\beta$ -hydroxystéroïde réductase * et au développement de la gonade. L'évacuation massive de la neurohormone coïncide avec la réduction de l'activité de l'enzyme et la diminution de la stéroïdogénèse (164). On peut donc considérer que les hormones sexuelles femelles accroissent l'activité du système neurosécréteur, lequel, à son tour, influence la stéroïdogénèse.

* n.d.t. : Sous ce nom, il s'agit de la $\Delta 5-3\beta$ -hydroxystéroïde déshydrogénase qui catalyse la réaction réversible de l'oestrone en 17β -oestradiol.

Une grande attention a été accordée aux hormones sexuelles femelles et une moindre aux androgènes. Cette recherche unilatérale sur les stéroïdes découle, en fait, d'une nécessité pratique : à savoir qu'il est plus avantageux de stimuler l'ovogénèse pour accroître la fertilité et d'obtenir une prédominance de femelles par rapport aux mâles dans une population, objectif que l'on peut atteindre en adjoignant du 17β - œstradiol au milieu d'élevage (89).

6. REGULATION DE LA GAMETOGENESE

Etant donné que l'activité vitale des Bivalves est liée à leur écologie, leur fonction sexuelle se trouve alors stimulée par les facteurs externes. L'observation en milieu naturel et les recherches expérimentales ont prouvé qu'il fallait voir dans la température, l'inducteur essentiel et le synchroniseur du développement de la gonade. La température, en effet, présente des valeurs optimales où elle accélère la maturation des gamètes. Ainsi, on a établi, pour de nombreux Bivalves, une relation très nette entre les variations saisonnières de la température de l'eau et l'activité reproductrice. On a pu mettre au point, sur cette base, des méthodes de stimulation de la gamétogénèse en adaptant la température à chaque stade du développement de la gonade, tout en maintenant d'autres facteurs du milieu stables et en fournissant la quantité nécessaire d'aliments. Il ne fait aucun doute que la température agit directement sur les phénomènes de reproduction par l'accroissement du métabolisme et indirectement par les mécanismes endogènes du contrôle de la gamétogénèse.

Dans une série hiérarchique des régulations internes de l'activité reproductrice chez les Bivalves, la première place revient aux systèmes neurosécréteurs peptidergiques et aminergiques du système nerveux central. Trois points de vue expriment l'interrelation de ces systèmes et du contrôle de la gamétogénèse. Selon le premier, solidement démontré pour l'ovogénèse des Vertébrés, les hormones de l'hypophyse stimulent la biosynthèse des monoamines et accroissent la sensibilité du germarium à l'action de ces monoamines (70). D'autres auteurs pensent qu'il y a simultanément, dans ce même groupe d'animaux, une action synergique des neurohormones et des monoamines sur la glande sexuelle (70). Enfin, une troisième hypothèse, concernant la régulation de l'activité reproductrice des Mollusques, suppose que la sécrétion des monoamines (et en particulier de la sérotonine) doit être antérieure pour stimuler le mécanisme peptidergique et accroître en même temps la sensibilité de la gonade à ces hormones peptidergiques (495).

A la suite de recherches en microscopie optique et électronique sur les ganglions du pecten, chez lequel la sécrétion peptidergique est réprimée durant le repos sexuel, tandis que la monoaminogénèse se poursuit, on admet plus volontiers une action anticipée du système monoaminergique, très réactif, pour adapter l'organisme au changement des facteurs exogènes. Autrement dit, par le biais du contrôle de l'activité reproductrice, les monoamines peuvent, chez les Bivalves, se trouver intimement mêlées à n'importe quel processus métabolique et parmi ceux-ci à la biosynthèse d'hormones protéiques.

Les neurohormones protéiques des Bivalves diffèrent fondamentalement des polypeptides des nerfs radiaires des Echinodermes par la variété de leurs influences sur la gonade. Chez les étoiles de mer, les

oursins, les holothuries, la neurosécrétion peptidergique montre exclusivement une influence stimulatrice sur la croissance et la maturation des gamètes (45, 337, 338). Chez les Bivalves, le niveau de l'organisation du système neurosécréteur est plus élevé : il entre dans sa constitution deux chaînes qui sont localisées dans des centres nerveux différents et qui exercent sur la gonade une influence à dominante excitatrice (ganglions cérébropleuraux) ou inhibitrice (ganglions viscéraux).

Les neurohormones protéiques n'agissent pas directement sur les cellules reproductrices des Bivalves, mais comme c'est le cas chez d'autres animaux, par des substances intermédiaires. A la différence des Echinodermes, chez qui les effets des neurohormones se réalisent par l'intermédiaire de la 1-méthyladénine, chez les Bivalves, ce sont des substances de nature stéroïde qui semblent les intermédiaires. Rien ne les différencie des hormones sexuelles des Vertébrés (414, 415).

Toutes ces substances intermédiaires, et donc les hormones sexuelles, sont produites dans les gonades par les cellules nourricières. Les recherches expérimentales avec ablation de ganglions cérébraux et viscéraux, comme les observations sur la croissance des gonades en milieu artificiel, ont prouvé que les hormones peptidiques contrôlaient la fonction des cellules nourricières (274). Par conséquent, on peut considérer que le lieu où s'exerce l'influence capitale des sécrétions peptidergiques est la cellule nourricière, qui intervient par ses hormones stéroïdes dans le contrôle de la prolifération et de la croissance des ovocytes.

La deuxième série de substances qui mène à la gamétogénèse est donc représentée, chez les Bivalves, essentiellement par des hormones sexuelles qui agissent à la fois sur les gamètes et sur le niveau de l'activité sécrétrice des neurones.

Chez la majorité des Bivalves, la gamétogénèse prend fin dans la gonade lorsque l'ovocyte a terminé sa croissance. La maturation se fait dans l'eau, souvent au contact du spermatozoïde. Comme chez les étoiles de mer, elle démarre sous l'influence d'un facteur cytoplasmique, de nature chimique inconnue, qui provoque la dissolution de la vésicule germinale (347).

La régulation de la gamétogénèse est schématisée sur la figure 86, mais la plupart des relations qui y sont tracées sont encore hypothétiques et demandent une confirmation expérimentale. Pourtant, le schéma proposé, reflète assez bien, dans l'état actuel de nos connaissances, ce qui paraît la réalité des mécanismes qui gouvernent les fonctions reproductrices des Bivalves.

7. CONTROLE DE L'EMISSION DES GAMETES

L'émission des gamètes, étape de la reproduction des Mollusques, constitue une phase intermédiaire entre la progénèse et le développement embryonnaire. Elle représente la réaction générale de l'organisme où l'organe engagé est essentiellement la glande sexuelle. Les ovocytes

sortent de la gonade au moment du frai en ayant achevé leur croissance et dans ce sens, ce phénomène peut se comparer à l'ovulation des Mammifères, bien que le rôle du système musculaire et les particularités de sa régulation laissent penser par certains côtés à la parturition.

Seul, le synchronisme de l'expulsion des ovocytes et des spermatozoïdes peut assurer, dans la fécondation externe, la conception d'un nouvel organisme, c'est à dire ce qui est l'acte essentiel de la reproduction. C'est pourquoi elle est longue et difficile. Cette simultanéité, absolument obligatoire, ne se réalise que grâce à deux conditions sine qua non.

D'abord des signaux d'émission, identiques pour toute la population, sont nécessaires dans le milieu où elle vit. On y classe les variations de la température, les abaissements temporaires de la salinité, les changements de pression de la couche d'eau au moment des marées de flux et de jusant, des facteurs chimiques intervenant sur l'activité vitale des Mollusques et d'autres organismes aquatiques, etc...

Il faut, ensuite, que ces signaux soient perçus par la totalité ou au moins la majorité des individus et qu'ils entraînent l'expulsion immédiate et continue du matériel sexuel.

Les facteurs écologiques peuvent varier largement au cours du cycle reproducteur. Ils ne sont pas perçus comme des signaux d'émission tant que la glande sexuelle n'est pas mûre. Pourtant, les observations ont montré que la fin de la maturation de la gonade et l'émission des cellules reproductrices dans le milieu extérieur peuvent être séparées par des délais de une à deux semaines (38). En effet, il ne suffit pas que la gonade soit mûre pour que l'émission ait lieu, il faut aussi d'autres conditions pour assurer ce phénomène, en particulier que l'état général de l'organisme y soit préparé. On peut supposer que les mécanismes qui contrôlent le développement des cellules reproductrices se réorganisent en vue du frai, pendant un certain laps de temps qui précède cet événement. En effet, des changements très substantiels se produisent et ne peuvent pas ne pas être en rapport avec cet événement.

1) La sécrétion peptidergique atteint son plus haut niveau. Les ganglions cérébropleuraux occupent la première place quant au nombre de neurones qui sont en phase de sécrétion (18). La libération des hormones, depuis les endroits où elles s'accumulent, s'accroît d'autant plus que le moment du frai est proche. Le début de l'émission coïncide avec l'évacuation complète des inclusions neurosécrétrices des ganglions (496).

2) Une quantité maximale d'amines biogènes est sécrétée dans tous les ganglions. La sérotonine y domine. Après le frai, le taux de ces substances s'abaisse considérablement dans tous les ganglions (496).

3) La sensibilité du système musculaire à l'acétylcholine augmente. On suppose que de nouveaux cholinorécepteurs apparaissent, au moment du frai, dans les membranes des myocytes et qu'ils sont très sensibles (106).

4) Le taux de cellules nourricières de la gonade baisse (58). On observe une chute dans la sécrétion du 17β -oestradiol, c'est à dire qu'il se passe des phénomènes comparables à ceux qui précèdent l'ovulation des Mammifères.

5) Les cellules musculaires de la gonade accroissent leur taille et sont dans un état de distension maximale. Les impulsions, issues des mécanorécepteurs, augmentent dans les centres nerveux et dans les ganglions naissent des foyers d'excitation statique.

6) Le taux élevé de monoamines accroît la sensibilité des tissus et des récepteurs tissulaires de la gonade, du manteau et des branchies, vis à vis des facteurs physiques et chimiques du milieu.

L'émission des gamètes a lieu précipitamment dans la nécessité absolue de former une concentration optimale et simultanée d'ovocytes et de spermatozoïdes afin de garantir le succès de la fécondation. On doit donc considérer l'émission des gamètes comme un acte contrôlé dans sa préparation et neuroréflexe dans son déroulement. Le schéma est approximativement le suivant : variations du milieu externe → extérorécepteurs tissulaires → excitation des centres nerveux → axones effecteurs → myocytes → émission des gamètes.

Comme nous l'avons déjà dit, l'émission des gamètes est une réaction généralisée, à laquelle tout l'organisme participe. Au moment de l'expulsion du matériel sexuel, les valves de la coquille s'ouvrent (leurs muscles sont innervés par les ganglions pédieux). Par conséquent, tous les principaux centres nerveux du Mollusque sont impliqués dans la réalisation du frai, mais l'importance de chaque ganglion est loin d'être identique dans ce processus. Lubet a développé l'idée que, dans le contrôle de l'émission, les ganglions cérébropleuraux freinaient le phénomène alors que les ganglions viscéraux l'accéléraient (394). La critique de cette hypothèse, formulée par Antheunisse (348) n'a pas été approuvée par d'autres chercheurs (431, 433), bien que les mécanismes d'interrelation entre les ganglions ne soient pas encore élucidés au niveau du frai. On ne sait pas dans quel ordre se succèdent les actions des neurohormones, des monoamines et de l'acétylcholine sur la cellule musculaire, ni le rôle de chacune d'elles dans l'acte neuroréflexe. On ne pourra pas résoudre expérimentalement les questions qui concernent les neurohormones peptidiques tant qu'elles n'auront pas été isolées chez les Mollusques Bivalves.

Pour conclure, à partir des matériaux que nous avons examinés dans un ordre déterminé, nous donnerons la courte définition suivante de l'émission des gamètes :

L'émission des gamètes est un acte neuroréflexe généralisé de l'organisme avec la participation du système nerveux ; elle est axée sur l'expulsion temporaire du matériel sexuel dans le milieu externe, en vue de former une concentration optimale et simultanée d'ovocytes et de spermatozoïdes, pour assurer le succès de la fécondation.

Tableau 17 - Activité neurosécrétoire du S.N. de la moule de Gray et du pecten de Yeso aux différents stades de la gamétogénèse.

Stade	Caractéristiques de la glande sexuelle de la femelle.	Caractéristique de la glande sexuelle du mâle.	Epoque de l'année Moule
Repos sexuel	Les acini contiennent des ovogonies rarement des ovocytes aux 1er stades de grande croissance	Toutes les formes cellulaires sont présentes en petites quantités.	septembre
Début de croissance	Les ovocytes en croissance dominant.	Formation active de spermatogonies. Les processus de maturation et formation sont peu exprimés.	octobre
Gamétogénèse active	Les ovocytes se trouvent à tous les stades de croissance.	Toutes les formes cellulaires sont présentes avec prédominance de spermatoocytes.	novembre décembre, janvier, février, mars.
Période précédant l'émission des gamètes	Les ovocytes qui dominant sont aux stades successifs de grande croissance.	Formation active des spermatozoïdes : les spermatides sont très nombreuses.	avril, juin.
Emission des gamètes	Les ovocytes en fin de croissance dominant. Une partie des acini est vide de cellules sexuelles.	Les spermatozoïdes dominant mais des foyers de gamétogénèse sont conservés avec présence d'une petite quantité de spermatogonies, spermatoocytes et spermatides.	mai, août

Pecten	Activité neurosécrétrice des ganglions	Rôle supposé des neurosécrétions	
		Moule	Pecten
2ème moitié de juin, août.	Activité neurosécrétrice minimale dans tous les ganglions. Le nombre de neurones sécréteurs ne dépasse pas 24 % chez la moule, 11 % chez le pecten (ganglions viscéraux) - la plupart sont aux stades II b ou II c.	-	-
septembre, octobre, novembre.	Le nombre de cellules neurosécrétrices augmente avec prédominance du stade II b.	Facteur de prolifération Prolifération et de croissance.	
décembre, janvier, février, mars	On observe un taux élevé de la neurosécrétion dans tous les ganglions. Tous les stades du cycle de neurosécrétion sont représentés.	Facteur de croissance et de prolifération.	Prolifération
avril	L'activité neurosécrétrice est très élevée dans tous les ganglions. Dans les ganglions cérébropleuraux, le nombre de neurones sécréteurs est maximal : une grande partie est aux stades II b et II a.	Facteurs de croissance	Prolifération et maturation.
mai	Libération active de la neurosécrétion La quantité de neurones sécréteurs diminue fortement. Les neurocytes de stade II b dominant.	-	-

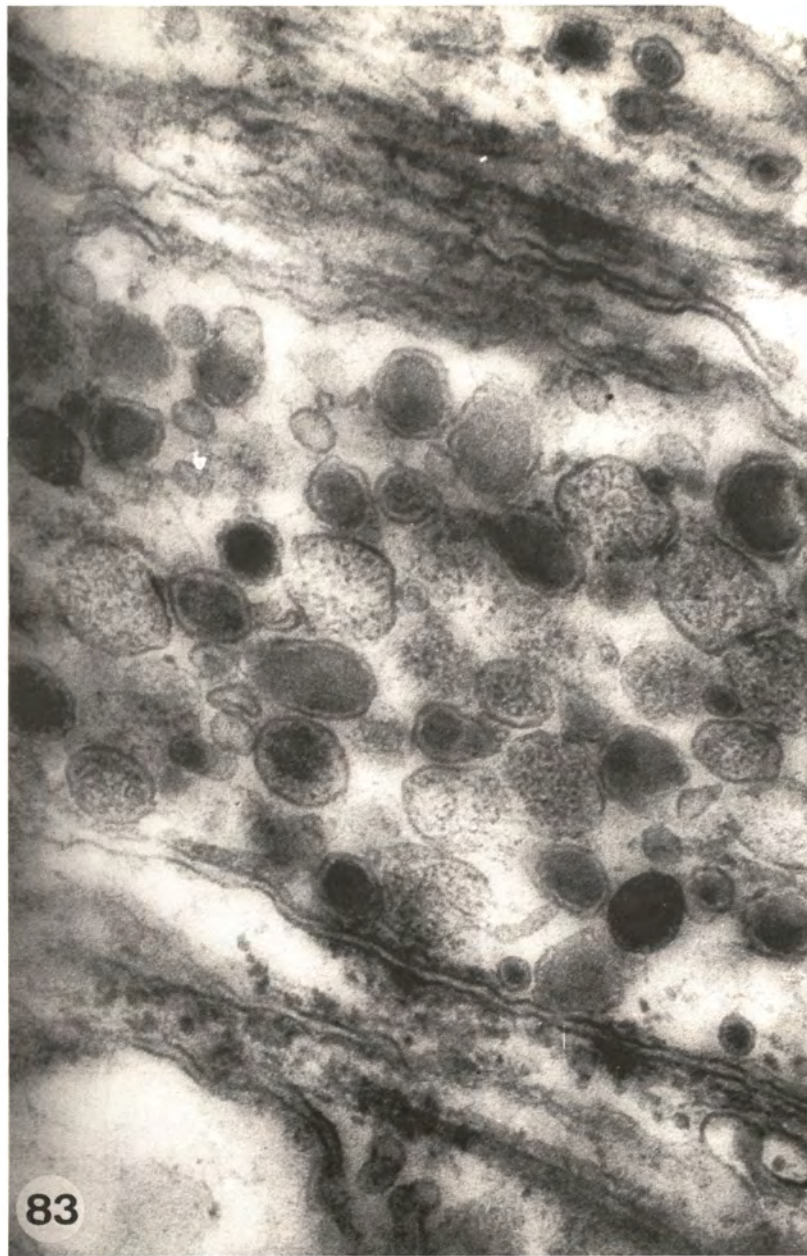


Fig. 83 : Ultrastructure d'axones du ganglion cérébropleural de pecten pendant l'évacuation de granules de neurosécrétion (x 40 000).

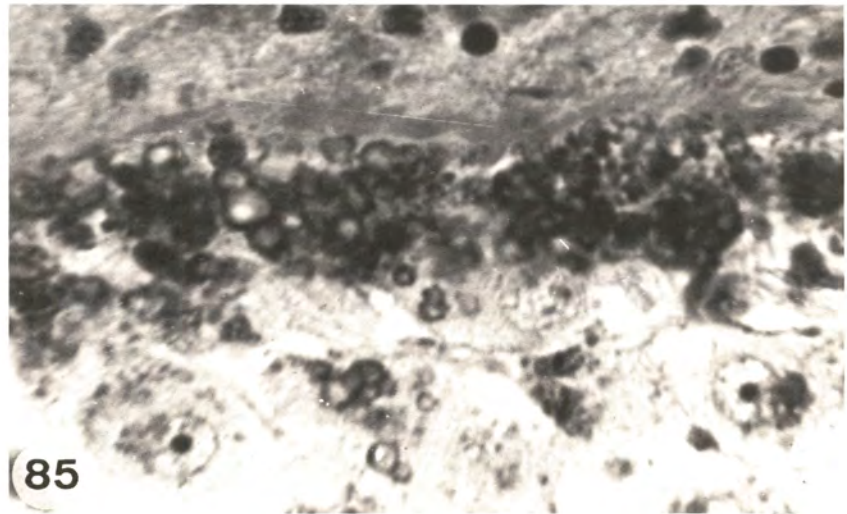
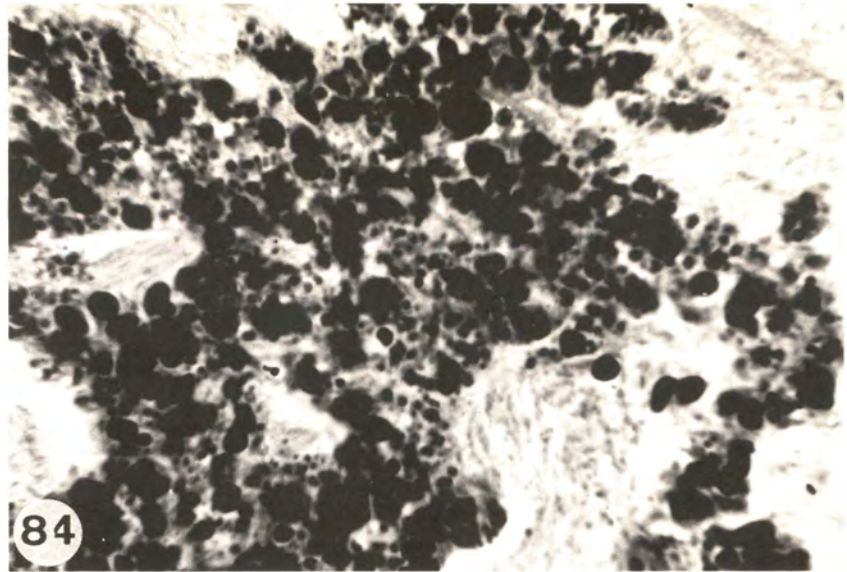


Fig. 84 : Accumulation de matériel Gomori-positif dans les gliocytes du ganglion cérébropleural de la moule au stade précédant l'émission (x 800).

Fig. 85 : Evacuation d'inclusions Gomori-positives des cellules gliales du ganglion cérébropleural de pecten avant l'émission (x 1800).
Fuchsine paraldéhyde et contre-coloration à l'azan de Heidenhain.

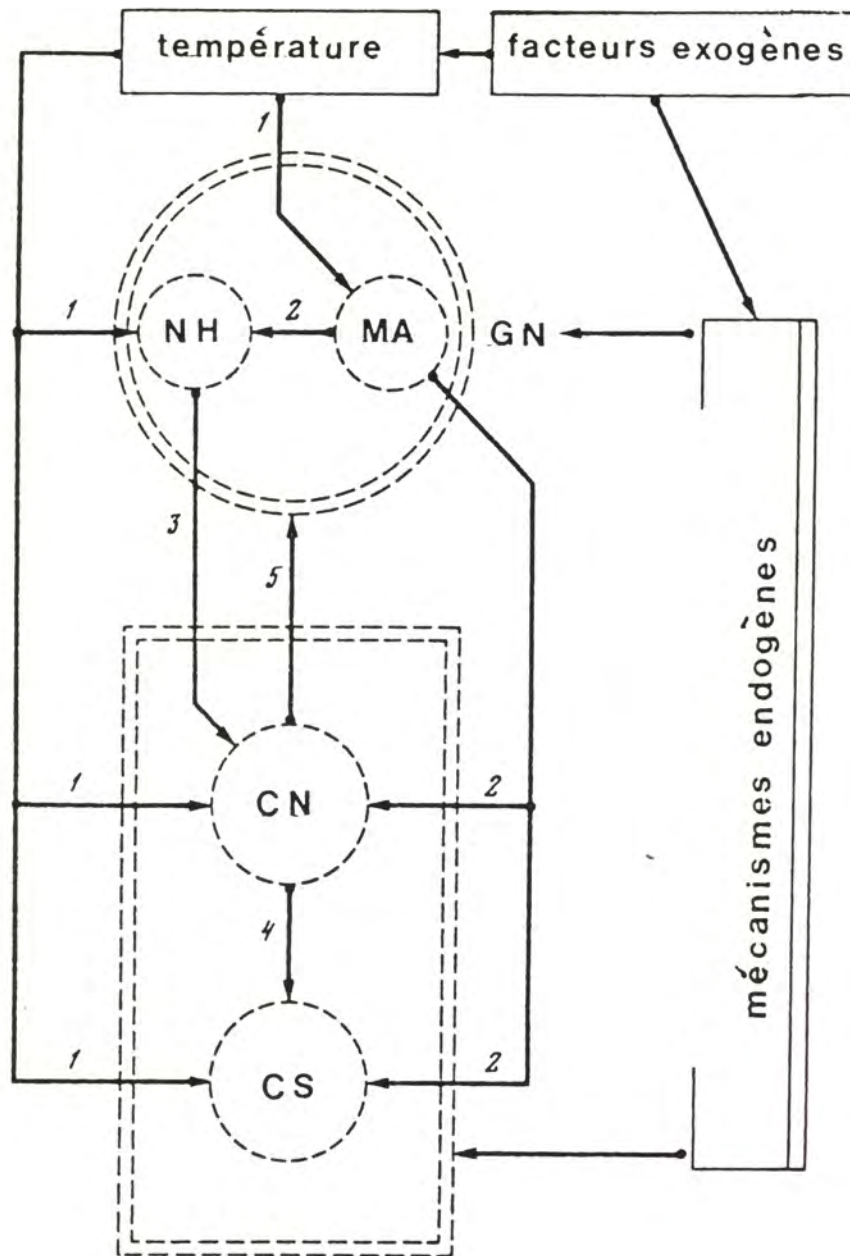


Figure 86 : Schéma de la régulation de la fonction reproductrice chez les Mollusques bivalves.

C.N. - cellule nourricière ; C.S. - cellule sexuelle ; G.N. - ganglion nerveux ; M.A. - monoamine ; N.H. - neurohormone . Flèches : directions de l'action ; 1 - température ; 2 - monoamine ; 3 - neurohormone ; 4-5 - hormones stéroïdes.

CONCLUSION

Tout système nerveux, du primitif au plus complexe, dispose de mécanismes effecteurs qui sont au plus haut point comparables. L'un d'eux est réalisé par la conduction de l'influx nerveux le long de l'axone et par sa transmission localisée à la cellule exécutive par le biais de la synapse. Cette représentation de la physiologie neurotissulaire, établie comme une règle générale, a été complétée, il y a un demi-siècle, par la découverte d'une nouvelle classe de neurones, caractérisés par une production très clairement exprimée de sécrétions peptidergiques. Du fait de leurs propriétés hormonales, les neurosécrétions, libérées dans le sang, produisent des réactions généralisées et durables dans les organes.

L'utilité de cette action, le rapport entre les mécanismes hormonaux et ceux de la conduction synaptique dans le contrôle des fonctions physiologiques d'un organisme, la place et l'importance qu'ils occupent au sein des différents systèmes nerveux sont des problèmes que l'on peut résoudre par l'étude de l'évolution du système nerveux.

D'après l'une des hypothèses, la généalogie du neurone est fondée sur son origine à partir d'une cellule épithéliale à potentialités multiples. On considère comme un neurone primitif, l'élément cellulaire qui est capable dans une même mesure, d'envoyer des influx nerveux le long des fibres et d'élaborer des sécrétions peptidergiques (138). Cette dualité d'activité fonctionnelle est générale et typique pour les neurones d'Invertébrés inférieurs, tels que les planaires, les premiers Invertébrés parmi les animaux actuels à posséder un système nerveux central qui soit anatomiquement organisé (522). A ce degré d'évolution, le système nerveux apparaît comme un complexe unique d'organes remplissant la totalité des fonctions endocrines.

La diminution du nombre de neurones sécrétant des peptides, leur isolement dans des gangliomères indépendants, surviennent au fur et à mesure que la structure du ganglion se perfectionne. La nécessité de signaux rapides, localisés avec précision, engage dans des liaisons synaptiques un nombre considérable de cellules nerveuses. Parmi les Invertébrés, c'est chez les Gastéropodes, les Crustacés et surtout les Insectes (514, 536), où le perfectionnement des mécanismes de transmission synaptique est lié à une très grande diversité des réactions complexes de conduction, que l'on trouve la concentration la plus élevée de cellules neurosécrétrices. Il n'est pas difficile de remarquer que la réduction du nombre de neurones sécréteurs dans l'évolution du règne animal se produit

parallèlement à la formation des glandes à sécrétion interne. Les hormones, d'origine extra-neuronique, affranchiraient de leur fonction sécrétrice une quantité de cellules nerveuses, en créant des conditions optimales à leur spécialisation dans le transfert de l'influx nerveux.

Chez beaucoup de Bivalves, un grand nombre de cellules nerveuses ont une sécrétion peptidergique. Dans les ganglions cérébropleuraux et viscéraux de la moule de Gray, le nombre approximatif de ces éléments atteint $83 \pm 4 \%$ à certaines périodes de l'année (20). Il est évident que les neurones des Bivalves qui possèdent les deux fonctions, sécrétrice et conductrice, ont un faible niveau de spécialisation. Le poids spécifique des synapses véritables dans le volume total des liaisons effectrices est insignifiant et indique bien que l'organisation du système nerveux tout entier est encore primitive chez ces Invertébrés.

Nous possédons sur la structure des liaisons effectrices dans le système nerveux des Bivalves, des indices qui ne nous permettent pas d'opposer radicalement les mécanismes hormonaux aux mécanismes médiateurs. Les granules peptidergiques peuvent, dans certains cas, jouer le rôle de transmetteur de l'influx nerveux dans les synapses interneuroniques. Cette propriété des granules s'applique à la régulation fonctionnelle périphérique et elle est importante. C'est vrai, en particulier, pour les cellules musculaires de la gonade qu'atteignent les neurohormones véhiculées par le courant axonique, de la même manière que les médiateurs comme la sérotonine et la dopamine. Dans aucun des cas envisagés, les axones n'entrent en relation synaptique avec la cellule effectrice et peuvent s'en trouver séparés par une distance de 1000 nm (217). Un type comparable de relation est assez largement répandu dans l'organisme des Mammifères et de l'Homme. Il est caractéristique de l'innervation des cellules musculaires lisses de la paroi des vaisseaux par des neurones végétatifs (102). Il n'y a dans tout cela rien de surprenant puisque : "l'organisation des systèmes d'intégration chez les Vertébrés actuels dépend de leur passé lointain et primitif" (124).

Les fonctions effectrices du système nerveux se sont différenciées au cours de son développement historique. Les indices cytologiques d'une activité sécrétrice ont d'abord été découverts dans le tissu neuroïde réticulaire des lèvres, bien que les éléments qui le constituent ne répondent pas entièrement à tous les critères du neurone (314, 370). Cela confirme, cependant, qu'il faut considérer le mécanisme effecteur hormonal comme primaire. Les liaisons, qui restreignent le territoire de l'activité des agents chimiques, s'édifient secondairement. Au début, les systèmes qui se forment sont dépourvus des attributs typiques de la synapse. Les différenciations spécifiques de la membrane sont absentes et les éléments pré- et post-synaptiques sont encore séparés par de larges fentes. Il n'y a pas actuellement de terme pour désigner une telle structure. Nous proposons donc de l'appeler "effecteur assynaptique" et nous considérons que c'est une forme de transition vers la synapse typique. Ces formes de liaison se sont conservées chez les Mammifères et l'Homme et sont largement répandues chez les Invertébrés.

En fait, chez les Bivalves, on n'a pratiquement pas décrit de synapses neurotissulaires et ces structures n'apparaissent qu'assez rarement dans le neuropile des ganglions. Néanmoins, on en a trouvé dans le système nerveux central des Bivalves et on a confirmé toutes leurs propriétés (vésicules synaptiques, membranes différenciées pré- et post-synaptiques, fente synaptique étroite, de 15-25 nm) (92, 241).

Le système nerveux des Mollusques Bivalves dispose donc de trois sortes de mécanismes effecteurs : 1) des mécanismes de diffusion neurohormonale ; 2) des mécanismes locaux synaptiques ; 3) des mécanismes assynaptiques, occupant une place intermédiaire entre les mécanismes de diffusion et les mécanismes de transmission localisée de l'influx nerveux. On trouve tous ces mécanismes sans difficulté et dans des rapports divers dans tout système nerveux. Ainsi, les contacts locaux sont prépondérants dans le système nerveux synaptique des Mammifères et de l'Homme (124), mais leur développement est associé à l'intégration neurohumorale et à la présence d'effecteurs assynaptiques entre les myocytes lisses et les neurones végétatifs. Bref, lorsque l'on considère les aspects de la transmission de l'influx nerveux à l'organe effecteur, nous ne trouvons rien d'essentiellement nouveau dans le système nerveux des Mammifères, qui n'existe déjà dans les systèmes plus primitifs des Invertébrés.

"La structure d'un organe hautement différencié résume toute l'histoire de son développement" comme l'a précisé et judicieusement énoncé Orbeli (110). L'homotypie de l'organisation générale du système nerveux chez les Bivalves ne permet pas, cependant, d'affirmer une complète similitude chez tous leurs représentants. Les conditions de vie différentes, auxquelles l'organisme doit s'adapter, avec l'aide du système nerveux, agissent indubitablement sur son histophysiologie. Sur ce plan, les différences sont plus sensibles, lorsque l'on compare des espèces mobiles avec une forme de vie active (pecten) et des individus fixés à un substrat (moule).

Il faut considérer une très forte concentration des cellules nerveuses comme l'indice d'un progrès dans le développement du système nerveux (fusion des ganglions viscéraux en un ganglion unique, rapprochement et resserrement des ganglions cérébropleuraux et des ganglions pédieux dans la région céphalique). Les ganglions du pecten contiennent de très gros neurones avec une disposition ordonnée dans la couche corticale. En plus des neurones unipolaires, on rencontre souvent d'autres cellules nerveuses, bi - ou multipolaires, ce qui souligne les rôles différents des neurones, la polarisation de la transmission des influx nerveux et la complexité de la fonction d'intégration du système nerveux. Une des acquisitions essentielles du système nerveux central au cours de l'évolution est la présence d'acétylcholinestérase dans le neuropile. L'acétylcholine, en tant que neurotransmetteur de l'influx nerveux, est détruite, dans ce cas précis, à l'endroit où elle agit, ce qui accroît de manière significative l'efficacité de rendement du système nerveux.

On peut noter les caractères du développement progressif du système nerveux du pecten, ainsi que le déroulement et les variations des processus de sécrétion. Par rapport à la moule, il y a une différence peu accusée, mais réelle du nombre de cellules sécrétrices. Leur taille est aussi toujours plus grande (le niveau de l'activité sécrétrice de la moule est faible). Les différences deviennent plus remarquables si l'on compare la chronologie et la durée des phénomènes sécrétoires. Pour la moule, les cycles de sécrétion sont plus courts et se succèdent de manière ininterrompue tout au long de l'année. Chez le pecten, il n'y a qu'un cycle suivi d'une longue répression en été et d'un arrêt presque total de la sécrétion, ce qui coïncide avec le repos sexuel relatif de l'animal.

Le système nerveux agit de plusieurs manières sur la fonction reproductrice des Bivalves. L'analyse des corrélations entre les activités sécrétrices et reproductrices, les recherches expérimentales comportant des ablations de ganglions nerveux, des cultures cellulaires (392, 393), montrent bien l'influence des hormones peptidergiques sur le phénomène de la reproduction chez ces Mollusques. Cependant, l'influence régulatrice du système nerveux sur la fonction reproductrice ne se limite pas à la sécrétion de neurohormones. Les amines biogènes jouent un rôle important dans la réalisation de la gamétogénèse et dans l'émission des gamètes, tout comme l'acétylcholine. La croissance de la gonade est contrôlée et dirigée par des mécanismes réflexes obéissant aux signaux donnés par des mécanorécepteurs locaux. Des hormones stéroïdes participent aussi au contrôle de la gonade : elles sont produites dans la gonade elle-même et stimulent le processus de reproduction, tout en agissant, également, sur l'activité sécrétrice des ganglions nerveux. Cette relation réversible n'est pas égale, car suivant le stade du cycle sexuel, elle peut être positive, c'est à dire stimulatrice, ou négative, c'est à dire inhibitrice pour la neurosécrétion.

Les mécanismes nerveux et gonadiques forment un système de régulation qui agit sur la gamétogénèse avec d'autant plus de succès que les conditions écologiques paraissent optimales. Pour les Bivalves marins de latitudes moyennes, l'accroissement de la température de l'eau est le signal externe du début de la reproduction. Chaque stade du cycle de reproduction requiert une température optimale. On l'utilise dans la pratique pour accélérer le développement des cellules sexuelles chez les Invertébrés marins (96, 385). Pourtant, la méthode de stimulation de la gamétogénèse par la température n'est pas exempte d'inconvénients : seul, un faible pourcentage d'animaux arrive en même temps à maturité, formant ainsi un nombre limité d'ovocytes mûrs et on ne peut, ni stopper le processus à des stades intermédiaires de la croissance sans détériorer la qualité des gamètes, ni contrôler le sex-ratio. En tenant compte des mécanismes endogènes de régulation, il devient alors possible, à l'aide d'hormones et de préparations pharmacologiques, de remédier à ces inconvénients et de diriger sciemment la gamétogénèse vers un but précis dans la pratique de l'élevage artificiel des Mollusques bivalves.

BIBLIOGRAPHIE

1. Айзенштадт Т. Б. Рост ооцитов и вителлогенез. — В кн.: Современные проблемы оогенеза. М.: Наука, 1977, с. 5—50.
2. Айзенштадт Т. Б., Бухвалова И. Б., Николова Е. П. Цитологическое исследование солитарного роста ооцитов. — Ж. общ. биол., 1966, т. 27, № 1, с. 90—98.
3. Алёшин Б. В. Гистофизиология гипоталамо — гипофизарной системы. М.: Медицина, 1971. 251 с.
4. Базикалова А. Я. Некоторые данные о размножении гребешка. — Изв. Тихоокеанск. НИИ рыбного хоз-ва и океаногр., 1950, т. 32, с. 161—163.
5. Бакуев М. М., Улужбеков З. Г. Количественная гистохимия лактатдегидрогеназы и эстераз в чувствительных ганглиях при различной их функциональной активности. — Архив анат., гистол. и эмбриол., 1973, т. 64, № 1, с. 77—81.
6. Безручко С. М., Тимкин В. Н., Аджимолаев Т. А. и др. Влияние электрической стимуляции на обмен нуклеиновых кислот и белков в нервной системе голожаберного моллюска *Tritonia diamedia*. — В кн.: Нейронные механизмы обучения. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 76—77.
7. Безручко С. М., Воженина М. И., Аджимолаев Т. А. и др. Локализация и кинетика синтеза РНК и белка в изолированной нервной системе *Tritonia diamedia* Bergh. — Биофизика, 1970, т. 16, вып. 6, с. 1036—1043.
8. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964, т. 2. 446 с.
9. Бергер В. Я. Осмотическая регуляция в выводковой сумке *Littorina saxatilis* (Olivi). — В кн.: Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука, 1971, с. 39—40.
10. Блинков С. М., Глезер И. И. Мозг человека в цифрах и таблицах. Л.: Медицина, 1964. 471 с.
11. Боброва И. Ф. Сравнительное исследование ультраструктуры мышц некоторых морских двустворчатых моллюсков. — В кн.: Реф. научных работ Отдела биологии моря. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1969, с. 35—39.
12. Боброва И. Ф. Ультраструктура мышц амбулакральных ножек морских звезд. — В кн.: Материалы 4-го Всес. коллоквиума по иглокожим. Тбилиси: Изд-во ТГУ, 1979, с. 25—26.
13. Бодмер Ч. Современная эмбриология. М.: Мир, 1971. 446 с.
14. Боровягин В. Л., Сахаров Д. А. Ультраструктура гигантских нейронов тритонии. М.: Наука, 1968. 32 с.
15. Бузников Г. А. Низкомолекулярные регуляторы зародышевого развития. М.: Наука, 1976. 265 с.
16. Вараксин А. А. Гистофизиология нервных ганглиев приморского гребешка и дальневосточной гигантской мидии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. 35 с.
17. Вараксин А. А. Строение и гистфизиология центральной нервной системы приморского гребешка (*Mizuhopecten yessoensis*) и дальневосточной гигантской мидии (*Stenomytilus gyaupus*) — В кн.: Моллюски. Их система, эволюция и роль в природе. Л.: Наука, 1975, с. 148—149.
18. Вараксин А. А. Нейросекреторная активность нервных клеток цереброплевральных ганглиев мидии Грайана на различных этапах гаметогенеза. — В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 39—42.
19. Вараксин А. А. Нейроэндокринные циклы и регуляция гаметогенеза у двустворчатых моллюсков. — В кн.: Экспериментальная экология морских беспозвоночных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 43—45.
20. Вараксин А. А. О нейросекреции у двустворчатых моллюсков — мидии Грайана и приморского гребешка. — Биол. моря, 1977, № 4, с. 58—65.

21. *Вараксин А. А.* Иннервация стенки половой железы приморского гребешка *Ratiporecten yessoensis* (Jay). — В кн.: Гистофизиология эффекторных и рецепторных механизмов нервной системы морских организмов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980, с. 21—26.
22. *Вараксина Г. С.* Гистофизиология вспомогательных клеток гонады морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *Strongylocentrotus intermedius*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Ин-т цитологии АН СССР, 1978. 24 с.
23. *Вепринцев Б. Н.* О связи электрической активности клеток с синтезом в них РНК и роли клеточной мембраны в регулировании биосинтеза РНК в клетке. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пушино-на-Оке: Ин-т биофизики АН СССР, 1971. 24 с.
24. *Вошнина О. М.* Гистофизиология капилляров мозга. Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Владивосток: Владивостокский гос. мед. ин-т, 1977. 21 с.
25. *Гилёв Ф. Д.* О чувствительной иннервации кишечника беззубки *Anodonta cellensis*. — Докл. АН СССР, 1952, т. 87, № 6, с. 1059—1061.
26. *Гнездилова С. М.* Морфологическая и цитохимическая характеристика овогенеза и половых циклов у морских ежей *Strongylocentrotus nudus* и *Strongylocentrotus intermedius*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Владивостокский гос. мед. ин-т, 1971. 22 с.
27. *Гнездилова С. М.* Цитохимический анализ овогенеза у *Strongylocentrotus nudus*. — В кн.: Биологические и медицинские исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1970, с. 115—117.
28. *Голиков А. Н., Скарлато О. А.* Моллюски залива Посьет (Японское море) и их экология. — В кн.: Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фауны. Л.: Наука, 1976, с. 5—154.
29. *Горомосова С. А.* Гликоген как основной вид энергетических запасов у некоторых морских беспозвоночных. — Науч. докл. высш. школы. Биол. н., 1974, № 11, с. 47—51.
30. *Грузова М. Н.* Функциональная морфология ядерных структур в связи с разными типами овогенеза. — В кн.: Успехи современной генетики. М.: Наука, 1971, т. 3, с. 206—212.
31. *Грузова М. Н.* Ядро в овогенезе (структурно-функциональный аспект). — В кн.: Современные проблемы овогенеза. М.: Наука, 1977, с. 51—98.
32. *Грузова М. Н., Дзюба С. М.* Солитарный тип овогенеза на примере пластинчатожабрного моллюска *Mizuhopecten yessoensis*. — Цитология, 1973, т. 15, № 3, с. 283—290.
33. *Данилова Л. В.* Ультраструктурные механизмы ядерно-цитоплазматического переноса веществ в сперматогенезе. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1976, № 2, с. 281—291.
34. *Данилова Л. В.* Активность ядерной мембраны и спаривание хромосом. — В кн.: Тез. Всес. симп. по структуре и функции клеточного ядра. Алма-Ата, 1977, с. 41—42.
35. *Данилова Л. В.* Ультраструктурное исследование сперматогенеза. М.: Наука, 1978. 206 с.
36. *Дзюба С. М.* Гаметогенез у некоторых морских двустворчатых моллюсков. — В кн.: Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука, 1971, с. 51—52.
37. *Дзюба С. М.* Гистофизиология половой железы приморского гребешка в разные сезоны. — В кн.: Научные сообщения Ин-та биологии моря. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1971, вып. 2, с. 68—71.
38. *Дзюба С. М.* Морфологическая и цитохимическая характеристика овогенеза и половых циклов у приморского гребешка и дальневосточной гигантской мидии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: Владивостокский гос. мед. ин-т, 1972. 24 с.
39. *Дзюба С. М.* Морфологическая характеристика половых желез мидии *Граяна* в разные сезоны года. — В кн.: Биология развития морских организмов. Апатиты, 1974, с. 158—164.
40. *Дзюба С. М., Грузова М. Н.* Сезонные изменения морфологии и синтеза РНК в женской гонаде приморского гребешка. — Биол. моря, 1976, № 4, с. 38—44.
41. *Долго-Сабуров Б. А.* Иннервация вен. Л.: Медгиз, 1958. 307 с.
42. *Дроздов А. Л.* Цитологические аспекты раннего эмбриогенеза мидии *Граяна*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Ин-т цитологии АН СССР, 1977. 18 с.
43. *Дьяконова Т. Л.* Исследование метаболизма РНК и изменений в ультраструктуре и цитоморфологии нейрона при генерации им потенциалов действия. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пушино-на-Оке: Ин-т биофизики АН СССР, 1970. 24 с.
44. *Евдокимов В. В.* Экспериментальная регуляция гаметогенеза у морских

- ежей. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. 22 с.
45. *Евдокимов В. В., Хотимченко Ю. С.* Регуляция репродуктивных процессов у морского ежа *Strongylocentrotus pidus*. — В кн.: Материалы IV Всес. коллоквиума по иглокожим. Тбилиси: Изд-во ТГУ, 1979, с. 76—79.
 46. *Жуков Е. К.* Некоторые закономерности эволюции возбуждения. — Ж. общ. биол., 1945, т. 7, № 6, с. 435—454.
 47. *Заварзин А. А.* Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных. Л.: Наука, 1976. 411 с.
 48. *Зенкевич Л. А.* Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 739 с.
 49. *Иванов А. И.* Предварительные результаты работ по биологическому и экономическому обоснованию культурного выращивания мидий на Черном море. — В кн.: Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука, 1971, с. 54—55.
 50. *Ито С. [Ito S.]* Промысел японского гребешка у Охотоморского побережья о-ва Хоккайдо. Изд-во Нихон Суйсан Сиген. Перев. с японск. М.: Бюро переводов Торг.-промышл. палаты СССР, № 54589. 1964.
 51. *Карнаузов В. Н., Вартошь С. С.* Микроспектральные и электронномикроскопические исследования каротиноидов в нейронах моллюска *Lutplaea stagnalis*. — В кн.: Биофизика живой клетки. Пушино-на-Оке, 1970, с. 20—25.
 52. *Карнаузов В. Н., Вартошь С. С.* Ультраструктурная организация каротиноидсодержащих гранул в нейронах моллюсков. — Цитология, 1971, т. 13, № 9, с. 1088—1093.
 53. *Касьянов В. Л., Кукин А. Ф., Медведева Л. А., Хомулло Н. П.* Сроки размножения массовых видов двустворчатых моллюсков Японского моря. — В кн.: Биология морских моллюсков и иглокожих: Материалы сов.-японск. симпоз. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974, с. 66—69.
 54. *Касьянов В. Л., Кукин А. Ф., Медведева Л. А., Яковлев Ю. М.* Сроки размножения и состояние гонад в нерестовый период у массовых видов двустворчатых моллюсков. — В кн.: Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 155—163.
 55. *Касьянов В. Л., Медведева Л. А., Яковлев С. Н., Яковлев Ю. М.* Размножение двустворчатых моллюсков и иглокожих. М.: Наука, 1980. 208 с.
 56. *Кауфман З. С.* Зависимость гаметогенеза морских шельфовых беспозвоночных от температуры воды. — Ж. общ. биол., 1976, т. 37, № 6, с. 912—916.
 57. *Кауфман З. С.* Экологические закономерности нереста массовых видов беломорских беспозвоночных. — Зоол. ж., 1976, т. 55, № 1, с. 5—16.
 58. *Кауфман З. С.* Особенности половых циклов беломорских беспозвоночных. Л.: Наука, 1977. 265 с.
 59. *Китицына Л. А.* Влияние температурного режима водоема — охладителя ТЭЦ на интенсивность обмена и размеры моллюска *Valvata piscinalis* (Müller). — В кн.: Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука, 1971, с. 99—101.
 60. *Комиссарчик Я. Ю., Левин С. В., Свиридов Б. Е.* О субмикроскопической организации и проведении возбуждения в церебровисцеральном коннективе перловицы *Unio crassus*. — В кн.: Электронная микроскопия клеток животных. М.; Л.: Наука, 1966, с. 119—129.
 61. *Косенко Л. А.* Сперматогенез у дальневосточной гигантской мидии и приморского гребешка. — В кн.: Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. Л.: Наука, 1975, с. 151—152.
 62. *Косенко Л. А.* Авторадиографическое исследование половых клеток самцов приморского гребешка. — Биол. моря, 1979, № 3, с. 44—49.
 63. *Косенко Л. А.* Мембранные включения в ядрах сперматогоний и сперматоцитов I порядка приморского гребешка. — В кн.: Цитологические исследования морских организмов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 49—51.
 64. *Костецкий Э. Я., Кушнерова Н. Ф., Рудникова Л. Т.* Липидный состав гонад самок морского ежа *Strongylocentrotus pidus* на различных стадиях развития. — Онтогенез, 1978, т. 9, № 5, с. 495—500.
 65. *Кукин А. Ф.* Репродуктивный цикл гребешка Свифта. — В кн.: Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 122—130.
 66. *Кулаковский Э. Е.* Влияние опреснения на нейросекреторную систему *Mutilus edulis*. — В кн.: Исследования фауны морей. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1976, вып. 17 (25), с. 160—166.

67. *Кусакин О. Г.* Явление нейросекреции у водных беспозвоночных. — В кн.: Нейросекреторные элементы и их значение в организме. М.; Л.: Наука, 1964, с. 123—140.
68. *Лаврентьев Б. И.* Морфология автономической иннервации в нервной системе. — В кн.: Морфология автономной нервной системы. М.: Медицина, 1946, с. 13—15.
69. *Леванидов И. П., Захарова В. П.* Химический состав промысловых моллюсков и иглокожих Сахалинского района. — Изв. Тихоокеанск. НИИ рыбного хоз-ва и океаногр., 1968, т. 65, с. 221—230.
70. *Леонтьев Л. А.* Функциональная морфология нервного аппарата яичников в онтогенезе. Минск: Наука и техника, 1977. 158 с.
71. *Луканин В. В.* Изменение объема и диапазона активности у беломорских мидий при акклимации к различным соленостям. — В кн.: Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука, 1971, сб. 5, с. 36—37.
72. *Лукомская Н. Я., Гер Б. А., Михельсон М. Я.* Холинорецепция двух морских двустворчатых моллюсков *Mytilus graupis* и *Anadara broughtoni* — В кн.: VI науч. совещ. и симпозиум по эволюц. физиологии, посвящ. 90-летию со дня рождения акад. Леона Абгаровича Орбели: Тез. и реф. докл. Л.: Наука, 1972, с. 136—137.
73. *Лукомский П. Е.* Применение при коронарном атеросклерозе метионина, пиридоксина и ненасыщенных жирных кислот. — Сов. медицина, 1959, № 3, с. 14—21.
74. *Майорова В. Ф., Троицкая Л. П.* Аксосоматические синапсы в pedalных ганглиях брюхоногих моллюсков (*Lymnaea stagnalis*). — Докл. АН СССР, 1972, т. 204, № 6, с. 1471—1472.
75. *Малахов Ю. Ф.* Исследование ацетилхолинэстеразы в поперечнополосатых мышцах животных и человека. — В кн.: Научные работы Архангельского отд. ВНОАГЭ. Архангельск, 1970, с. 117—121.
76. *Манасова П. А.* Исследование состава жирных кислот в липидах дальневосточного трепанга (*Stylocropus japonsicus*) методом газожидкостной хроматографии. — Укр. биохим. ж., 1970, № 6, с. 761—765.
77. *Манасова П. А., Рудникова Л. Т., Аксенова М. И., Щепин В. А.* Жирнокислотный состав липидов некоторых промысловых беспозвоночных Дальневосточных морей. — В кн.: Материалы VI научной конф., посвящ. 50-летию освобождения Дальнего Востока от интервентов и белогвардейцев. Хабаровск, 1972, с. 55—57.
78. *Марковская Е. Б.* К биологии мидий залива Петра Великого. — Изв. Тихоокеанск. НИИ рыбного хоз-ва и океаногр., 1952, т. 37, с. 163—173.
79. *Марченко А. А.* Предварительные данные по функциональной морфологии нейросекреторных клеток цереброблеварального ганглия двустворчатого моллюска *Mytilus edulis* L. — В кн.: Материалы конф. молодых ученых. Л.: Наука, 1971, с. 17—18.
80. *Марченко А. А.* Фазы секреторного цикла нейросекреторных клеток *Mytilus edulis* L. (Mollusca, Lamellibranchia). — В кн.: Материалы I Всес. конф. по нейроэндокринологии: Тез. докл. Л., 1974, с. 97—98.
81. *Марченко А. А.* Гистофизиологические аспекты нейросекреции у двустворчатого моллюска мидии съедобной: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: Ин-т эволюц. физиол. и биохимии АН СССР, 1978. 22 с.
82. *Марченко А. А., Поленов А. Л.* Об участии пептидергических гомориположительных нейросекреторных клеток мидии *Mytilus edulis* L. в адаптации к гипоксии. — В кн.: Экологофизиологические исследования в природе и эксперименте: Тез. докл. Фрунзе, 1977, с. 223—224.
83. *Матвеева Т. А.* О способах размножения морских двустворчатых моллюсков. — Докл. АН СССР, 1953, т. 93, № 5, с. 923—924.
84. *Матвеева Т. А.* Биология двустворчатого моллюска *Turtonia minuta* в различных частях ареала. — Биол. моря, 1976, № 6, с. 33—39.
85. *Медведева Л. А.* Репродуктивный цикл сахалинской спирулы. — В кн.: Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 131—135.
86. *Мещерская К. А., Мотавкин П. А., Кропотов А. В.* и др. О биологически активных веществах, регулирующих состояние половой системы на различных уровнях. — В кн.: XII съезд Всес. физиол. общ-ва им. И. П. Павлова: Тез. науч. сообщ. Л.: Наука, 1975, т. 2, с. 163.
87. *Милейковский С. А.* Зависимость размножения и нереста морских шельфовых донных беспозвоночных от температуры воды. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР. М., 1970, т. 88, с. 113—146.

88. Милохин А. А. О морфологических основаниях периферических рефлексов. — В кн.: Некоторые вопросы физиологии, клиники и морфологии. Куйбышев, 1958, с. 331—339.
89. Мори К. [Mori K.]. Действие эстрадиола-17 β на половое созревание и превращение пола у японской устрицы *Crassostrea gigas*. — В кн.: XIV Тихоокеанский науч. конгр.: Тез. докл. Комитет Ф, Морские науки, Секция FII М., 1979, с. 129—130.
90. Мотавкин П. А. Об изменениях в поясничных и крестцовых спинномозговых узлах в связи с повреждением седалищного нерва. — Архив патол. 1959, № 1, с. 34—44.
91. Мотавкин П. А., Вараксин А. А. Гистофизиология центральной нервной системы приморского гребешка. — В кн.: Цитологические исследования морских организмов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979, с. 34—45.
92. Мотавкин П. А., Вараксин А. А. Типы аксонов и синапсы в нейропиле висцерального ганглия приморского гребешка *Ratiporecten yessoensis* (Jay). — В кн.: Гистофизиология эффекторных и рецепторных механизмов нервной системы морских организмов. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980, с. 27—32.
93. Мотавкин П. А., Вараксин А. А., Косенко Л. А. Сезонная характеристика сперматогенеза у мидии Грэйана. — В кн.: Биологические исследования дальневосточных морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978, с. 58—61.
94. Мотавкин П. А., Власов Г. С., Ломакин А. В., Мухина Г. М. Холинацетилтрансфераза в нервных сплетениях основной артерии мозга кошки. — Архив анатомии, гистол. и эмбриол., 1977, т. 77, № 1, с. 40—43.
95. Мотавкин П. А., Гнездилова С. М., Дзюба С. М. Активность оксидоредуктаз в овоцитах морских беспозвоночных. — В кн.: Соврем. пробл. биохимии дыхания и клиника. Иваново, 1972, т. 1, с. 337—338.
96. Мотавкин П. А., Евдокимов В. В. Экспериментальная регуляция оогенеза у морских ежей. — Цитология, 1976, т. 18, № 1, с. 22—26.
97. Мотавкин П. А., Евдокимов В. В., Дзюба С. М. Происхождение гоноцитов и формирование гонад у мидии Грэйана. — Науч. сообщения Ин-та биол. моря, 1971, вып. 2, с. 162—165.
98. Мотавкин П. А., Меццержская К. А., Вараксин А. А., Трофимова Г. А., Веремеева Т. Б. Влияние нейросекреторных ганглиев дальневосточной гигантской мидии на эндокринные органы и половую систему крыс. — В кн.: Сб. науч. трудов Владивостокской городской клинической больницы скорой помощи. Владивосток, 1975, с. 210—212.
99. Мотавкин П. А., Охотин В. Е. Гистохимия холинацетилтрансферазы в спинном мозге и спинномозговых узлах кошки. — Архив анат., гистол. и эмбриол., 1978, № 9, с. 52—55.
100. Мотавкин П. А., Охотин В. Е. Топохимия холинацетилтрансферазы в продолговатом мозгу человека. — В кн.: Структурно-функциональные основы организации мозга. М.: АМН СССР, 1978, с. 121—124 (Сб. науч. тр. Всес. пробл. «Структурно-функциональные основы организации мозга», вып. 7).
101. Мотавкин П. А., Охотин В. Е. Холинергические ядра варолиева моста человека. — Архив анат., гистол. и эмбриол., 1980, т. 79, № 11, с. 23—28.
102. Мотавкин П. А., Черток В. М. Гистофизиология сосудистых механизмов мозгового кровообращения. М.: Медицина, 1980. 198 с.
103. Мотавкин П. А., Черток В. М., Божко Г. Г. Изменения больших гранулярных пузырьков в симпатических нервных окончаниях под влиянием некоторых фармакологических агентов. — Бюл. эксперим. биол. и мед., 1977, т. 12, № 6, с. 700—702.
104. Немечек С. Введение в нейробиологию. Прага: Изд-во мед. лит., 1978, 413 с.
105. Низовская Л. В. Морфология и сезонные изменения гонад у трепанга. — В кн.: Биологические и медицинские исследования на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1971, с. 149—153.
106. Нистратова С. Н. Об изменении чувствительности сердца морских моллюсков к ацетилхолину в период нереста. — Ж. эволюц. биохим. и физиол., 1979, т. 15, № 5, с. 508—512.
107. Нистратова С. Н., Данилова В. Н., Никольская И. С. Сезонные изменения чувствительности к ацетилхолину сердечной мышцы моллюсков *Anodonta piscinalis* и *Anodonta complanata*. — Ж. эволюц. биохим. и физиол., 1978, т. 14, № 4, с. 358—364.

108. *Нистратова С. Н., Турпаев Т. М.* Механизм инактивации холинорецепторов при действии ацетилхолина на сердце беззубки. — Там же, 1965, т. 1, № 2, с. 158—165.
109. *Новикова Г. П.* Половые циклы морских звезд *Asterias amurensis* и *Patiria pectenifera* залива Петра Великого Японского моря. — Биол. моря, 1978, № 6, с. 33—40.
110. *Орбели Л. А.* Основные задачи и методы эволюционной физиологии. — В кн.: Эволюция функций нервной системы. Л.: Медгиз, 1958, с. 7—17.
111. *Орлов Р. С., Изаков В. Л., Кеткин А. Г.* Регуляторные механизмы клеток гладкой мускулатуры и миокарда. Л.: Наука, 1971. 136 с.
112. *Питерс А., Палей С., Уэбстер Г.* Ультраструктура нервной системы. М.: Мир, 1972. 175 с.
113. *Поленов А. Л.* Гипоталамическая нейросекреция. Л.: Наука, 1971. 159 с.
114. *Попов И. Ф.* Субмикроскопическая организация цепебровисцерального коннектива беззубки. — Цитология, 1969, т. 11, № 11, с. 1379—1386.
115. *Проссер Л.* Дыхательные функции крови. — В кн.: Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977, т. 3, с. 346—410.
116. *Проссер Л., Браун Ф.* Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1967. 766 с.
117. *Равен Х.* Оогенез. М.: Мир, 1964. 306 с.
118. *Садыхова И. А.* Ресурсы промысловых донных моллюсков Мирового океана. М.: Наука, 1979, с. 192—195.
119. *Садыхова И. А., Тейс Р. В., Найдик Д. П.* Определение сезонных температур роста раковин двустворок по изотопному составу кислорода скелетных карбонатов. — В кн.: Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука, 1971, с. 33—34.
120. *Сахаров Д. А.* Генеалогия нейронов. М.: Наука, 1974. 183 с.
121. *Свешников В. А.* Структура жизненного цикла дальневосточной мидии *Ctenomytilus gyaupus* (Dunker). — Докл. АН СССР, 1977, т. 236, № 4, с. 1028—1031.
122. *Свешников В. А., Кутищев А. А.* Структура друз дальневосточной мидии *Ctenomytilus gyaupus* (Dunker). — Докл. АН СССР, 1976, т. 229, № 3, с. 773—776.
123. *Свешников В. А., Кутищев А. А., Кузнецова Н. Н., Замышляк Е. А.* Характер осеннего нереста дальневосточной мидии *Ctenomytilus gyaupus* в заливе Петра Великого. — Докл. АН СССР, 1976, т. 230, № 1, с. 240—243.
124. *Сепп Е. К.* История развития нервной системы позвоночных. М.: Медгиз, 1959. 210 с.
125. *Сергиевский М. В.* Периферические рефлексы. — В кн.: Тез. докл. совещ. по пробл. межнейрональных связей. Л.: Ин-т мозга АМН СССР, 1955, с. 6.
126. *Скадовская П. С.* К строению центральной нервной системы анодонты. — Архив анат., гистол. и эмбриол., 1937, т. 16, № 3, с. 469—475.
127. *Соколов В. А.* О педально-висцеральных связях в нервной системе перловицы *Unio pectorum*. — В кн.: Эволюционная нейрофизиология и нейрохимия. Л.: Наука, 1967, с. 26—30.
128. *Тварог Б. М., Мунеока Я., Леджер М.* Серотонин и дофамин — медиаторы у мидии. — В кн.: Сравнительная физиология синаптических рецепторов. Л.: Наука, 1977, с. 151—159.
129. *Улумбеков З. Г., Бакуев М. М.* Функциональная гистохимия холинэстераз межпозвоночных ганглиев. — В кн.: Физиологическая роль медиаторов. Казань: Гос. мед. ин-т, 1972, с. 233—234.
130. *Улумбеков З. Г., Челыщев Ю. А.* Гистофизиология тканевых механорецепторов. — В кн.: Системные свойства тканевых организаций. М.: Ин-т нормальной физиол. АМН СССР им. П. К. Анохина, 1977, с. 224—225.
131. *Хлебович В. В.* Моллюски как объекты исследований по проблеме эвригалинности. — В кн.: Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Л.: Наука, 1971, с. 17—18.
132. *Хлопик Н. Г.* Развитие сосудистой системы в филогенезе. — Архив анат., гистол. и эмбриол., 1961, т. 41, № 7, с. 3—20.
133. *Хотимченко Ю. С.* Авторадиографическое исследование влияния катехоламинов на биосинтез РНК и белка в растущих ооцитах морского ежа. — Цитология, 1979, т. 21, № 8, с. 972—975.
134. *Хотимченко Ю. С.* Регуляция гаметогенеза у иглокожих. — В кн.: Гистофизиология эффекторных и рецепторных механизмов нервной системы морских организмов. Вла-

- дивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980, с. 7—20.
135. Хрущёв Н. Г. Функциональная цитохимия рыхлой соединительной ткани. М.: Наука, 1969. 239 с.
 136. Хрущёв Н. Г. Гистогенез соединительной ткани. М.: Наука, 1976. 117 с.
 137. Цвиленева В. А. О чувствительных нейронах в центральной нервной системе речного рака. — Архив анат., гистол. и эмбриол., 1970, т. 59, № 7, с. 100—103.
 138. Шаррер Б. Новое представление об эволюции нейросекреторного нейрона. — Ж. общ. биол., 1977, т. 38, № 6, с. 849—854.
 139. Щепин В. А. Влияние активных липидов и некоторых витаминов морских беспозвоночных на экспериментальную липемии. Автореф. дис. ... докт. мед. наук. Л.: Ленингр. санитарно-гигиенический педиатр. ин-т, 1976. 24 с.
 140. Щепин Ю. В. Свободные аминокислоты гонад морского ежа *Strongylocentrotus pidus* на основных стадиях полового цикла. — Материалы IV Всес. коллоквиума по иглокожим. Тбилиси: Изд-во ТГУ, 1979, с. 205—207.
 141. Яковлев Ю. М. Репродуктивный цикл гигантской устрицы в Японском море. — Бюлл. моря, 1978, № 3, с. 85—88.
 142. Торска І. В., Білокриницький В. С., Бурчинська Л. Ф. Особливості нейронів центральної нервової системи червоного моллюска *Planorbis corneus*. — Фізіол. ж., 1968, т. 14, № 4, с. 457—471.
 143. Abraham A. Die Struktur der Synapsen im Ganglion Viscerale von *Aplysia californica*. — Ztschr. mikrosk. anat. Forsch., 1965, Bd. 73, S. 45—59.
 144. Acert K., Kanawa E., Sandri C. ZIO-positive and ZIO-negative vesicles in nerve terminals. — Progr. Brain Res., 1971, vol. 34, p. 305—318.
 145. Acert K., Sandri C. An electron-microscopic study of zinc iodide-osmium impregnation of neurones. I. Staining of synaptic vesicles at cholinergic junction. — Brain Res., 1968, vol. 7, p. 286—295.
 146. Anastassova-Krusteva M., Kantcheva L., Hadjioloff A. J. Recherches histoautoradiographiques sur la synthèse d'ADH et ARN dans la spermatopoïèse chez le hamster. — Изв. Ин-та морф. Българ. АН, 1974, т. 15, № 3, с. 5—15.
 147. Ansel P. Histogenese et structure de la glande hermaphrodite d'*Helix pomatia*. — Arch. Biol., 1903, vol. 19, p. 589—652.
 148. Antheunisse L. J. Neurosecretory phenomena in the zebra mussel *Dreissena polymorpha* Pallas. — Arch. néerl. zool., 1963, vol. 15, p. 237—314.
 149. Anzari F., Ahmed M. Reproductive cycle of *Crassostrea glomerata*. — Pakistan J. Zool., 1972, vol. 4, p. 35—43.
 150. Arch S. Biosynthesis of the egg-laying hormone (ELH) in the bag cell neurons of *Aplysia californica*. — J. Gen. Physiol., 1972, vol. 60, p. 102—119.
 151. Arch S. Neuroendocrine regulation of egg laying in *Aplysia californica*. — Amer. Zool., 1976, vol. 16, p. 167—175.
 152. Arvanitaki A., Chalazonitis N. Ultrastructure des formations intermediaires probables au course de la maturation des grains pigmentes du neurone *Aplysia depilans*. — C. r. Sco. biol., 1966 vol. 160, p. 1017—1020.
 153. Ascher P., Glowinski J., Tauc L., Taxi J. Discussion stimulation-induced release of serotonin. *Advances Pharmacol.*, 1968, vol. 6, pt A, p. 365—368.
 154. Asif M. The reproductive cycle the population of *Saccostrea cucullata* (Born) from the coast Karachi, Pakistan. — *Hydrobiologia*, 1980, vol. 68, p. 73—79.
 155. Badino G., Marchionni V. Neurosecretion and gonad maturation in a population of *Donax trunculus* L. from Leghorn (Italy). — *Boll. zool.*, 1972, vol. 39, p. 321—326.
 156. Banks P., Mayor D., Mzaz P. Metabolic aspects of the synthesis and intra-axonal transport of noradrenaline storage vesicles. — *J. Physiol.*, 1973, vol. 229, p. 383—394.
 157. Baranyi I. B. Cytological studies on the central nervous system of fresh water mussels with special regard to neurosecretion. — *Acta biol. Acad. sci. hung.*, 1963, vol. 13, suppl. 5, p. 63—64.
 158. Baranyi I. B. Alkaline and acid phosphatase activity in the central nervous system of *Anodonta cygnea* L. and its correlation with seasonal neurosecretory changes. — *Ibid.*, 1964, vol. 15, suppl. 6, p. 35—36.
 159. Baranyi I. B. Seasonal changes of the fresh-water mollusc's (*Anodonta cygnea* L.) neurosecretory activity. —

- Biol. Közl., 1964, vol. 11, p. 125—130.
160. *Baranyi I. B.* Examination of alkaline and acid phosphatase activity in the central nervous system of *Anodonta cygnea* L. in connection with the periodical change of neurosecretory activity. — *Acta biol. Acad. sci. hung.*, 1966, vol. 16, p. 255—260.
 161. *Baranyi I. B.* A tavikagyló (*Anodonta cygnea* L.) központi idegrendszerének anatómiai és hisztológiai felépítése. — *Biol. Közl.*, 1970, vol. 18, p. 33—39.
 162. *Baranyi I. B.* A tavikagyló (*Anodonta cygnea* L.) neuroszekreciós tevékenységének elektronmikroszkópos vizsgálata ösztradiolpropionát hatására. — *Ibid.*, 1973, vol. 21, p. 27—30.
 163. *Baranyi I. B., Salánki J.* Studies on neurosecretion in the central nervous system of *Anodonta cygnea*. — *Acta biol. Acad. sci. hung.*, 1963, vol. 13, p. 371—378.
 164. *Baranyi I. B., Salánki J.* Changes in the secretory activity of the central nervous system of *Anodonta cygnea* upon the action of chemical agents. — *Ibid.*, 1967, vol. 18, p. 93—103.
 165. *Barr L., Berger W., Dewey M. M.* Electrical transmission at nexus between smooth muscle cells. — *J. Gen. Physiol.*, 1968, vol. 51, p. 374—386.
 166. *Bassot J., Gabe M.* Caracteres histologiques généraux des centres nerveux du nautilé. — *C. r. Acad. sci.*, 1966, vol. D263, p. 1248—1251.
 167. *Beams H. W., Sekhon S.* Electron microscope studies on the oocyte of the fresh-water mussel (*Anodonta*) with special reference to the stalk and mechanism of yolk deposition. — *J. Morphol.*, 1966, vol. 119, p. 477—501.
 168. *Bell C.* Fine structural localization of acetylcholinesterase at a cholinergic vasodilator nerve-arterial smooth muscle synapses. — *Circulation Res.*, 1969, vol. 24, p. 61—70.
 169. *Bennett H. S.* Morphological aspects of extracellular polysaccharides. — *J. Histochem. and Cytochem.*, 1963, vol. 11, p. 14—28.
 170. *Berg C. J.* Seasonal gonadal changes of adult oviparous oysters in Tomales Bay, California. — *Veliger*, 1969, vol. 12, p. 27—36.
 171. *Berg R.* Beiträge zur vergleichenden Histologie. 2. Über den Bau der Gefässa bei den Anneliden. — *Anat. Hefte*, 1900, Bd. 14, S. 379—407.
 172. *Berlind A.* Cellular dynamics in invertebrate neurosecretory system. — *Intern. Rev. Cytol.*, 1977, vol. 49, p. 171—251.
 173. *Berlind A., Cooke I. M.* Release of a neurosecretory hormone as peptide by electrical stimulation of crab pericardial organs. — *J. Exp. Biol.*, 1970, vol. 53, p. 679—686.
 174. *Berlind A., Cooke I. M.* The role of divalent cations in electrically elicited release of a neurohormone from crab pericardial organs. — *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1971, vol. 17, p. 60—72.
 175. *Bern H. A.* The secretory neuron as a doubly specialized cell. — In: *General physiology of cell specialization*/Eds. D. Maria, A. Tyler. N. Y.: McGraw-Hill, 1963, p. 349—366.
 176. *Bern H. A., Hagadorn I. R.* Neurosecretion. — In: *Structure and function in the nervous system of invertebrates*/Eds. T. A. Bullock, G. A. Horridge. San Francisco: Freeman, 1965, vol. 1, p. 353—429.
 177. *Bertout M.* Action de l'hormone cérébrale des néréidiens sur les synthèses d'acides nucléiques au cours de la spermatogenèse. — *C. r. Acad. sci.*, 1976, vol. D282, p. 1613—1616.
 178. *Bierbauer J.* Regulation of gametogenesis in *Helix pomatia* (Gastropoda, Pulmonata) in the period of natural awakening after hibernation. — *Acta biol. Acad. sci. hung.*, 1974, vol. 25, p. 147—150.
 179. *Bindreiter M., Schuppler J., Stockinger L.* Zellproliferation und Differenzierung im Trachealepithel der Ratte. — *Exp. Cell Res.*, 1968, vol. 50, p. 377—382.
 180. *Birks R. I., Macintosh F. C.* Acetylcholine metabolism at nerve endings. — *Brit. Med. Bull.*, 1957, vol. 23, p. 157—196.
 181. *Birks R. I.* The relationship of transmitter release and storage to fine structure in a sympathetic ganglion. — *J. Neurocytol.*, 1974, vol. 3, p. 133—160.
 182. *Bocharova L. S., Dyakonova T. L.* et al. Ultrastructure and RNA synthesis in a molluscan giant neuron under electrical stimulation. — *Brain Res.*, 1971, vol. 36, p. 371—384.
 183. *Boer H. H., Roubos E. W., Van Dalen H.* et al. Light and electron microscopy of neurosecretory cells in the basommatophoran snail *Bulinus truncatus* Adouin. — В кн.: *Материалы VII Междунар. симп. по*

- нейросекреции «Эволюц. аспекты нейроэндокринологии». Л., 1976, с. 25.
184. *Boer H. H., Roubos R. A., Van Dalen H.* et al. Neurosecretion in the bassomato phoran snail *Bulinus truncatus* (Gastropoda, Pulmonata). — *Cell and Tissue Res.*, 1975, vol. 176, p. 57—67.
 185. *Botticelli C. R., Hisaw F. L., Wotiz H. H.* Estrogens and progesterone in the sea urchin (*Strongylocentrotus franciscanus*) and pecten (*Pecten hericius*). — *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, 1961, vol. 106, p. 887—889.
 186. *Bourcart C., Lubet P.* Cycle sexuel et évolution des réserves chez *Mytilus galloprovincialis* Lmk. (Mollusque bivalve). — *Rapp. Comm. Intern. explor. Sci. Mer Meditter.*, 1965, vol. 18, p. 155—158.
 187. *Bourne G. C.* On the structure of *Aenigma aenigmatica* Chemn. — *Quart. J. Microsc. Sci.*, 1907, vol. 51, p. 253—293.
 188. *Bowden J., Lowy J.* The lamellibranch muscle. Innervation. — *Nature*, 1955, vol. 176, p. 346—347.
 189. *Brady J., Maddrell S. H. P.* Neurochemical organs in the median nervous system of insects. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1967, Bd. 76, S. 389—404.
 190. *Brawnstein M. P., Saavedra J. M., Axelrod J.* et al. Coexistence of several putative neurotransmitters in single identified neurons of *Aplysia*. — *Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1974, vol. 71, p. 4662—4665.
 191. *Brisson P., Collin J.-P.* Systèmes aminergiques des Gastéropodes pulmonés. 1. Etude en microscopie de fluorescence et électronique des cellules aminergiques du canal de la glande à albumine chez *Bulinus truncatus*, Audouin. — *Biol. Cell.*, 1977, vol. 29, p. 159—166.
 192. *Brisson P., Régonaud J., Collin J. P.* Systèmes aminergiques des Gastéropodes pulmonés. 2. Mise en évidence au carrefour des voies génitales par la méthode FIF. — *Ann. biol. anim., biochim., biophys.*, 1977, vol. 17, p. 1077—1086.
 193. *Bruce B.* Fine structural localization of cholinesterase activity in the rat submandibular gland. — *J. Histochem. and Cytochem.*, 1970, vol. 18, p. 730—739.
 194. *Bruslé J.* Aspects ultrastructuraux de l'innervation des gonades chez l'étoile de mer *Asterina gibbosa* P. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1969, Bd. 98, S. 88—98.
 195. *Brzin M.* The localization of acetylcholinesterase in axonal membranes of frog nerve fibres. — *Proc. Nat. Acad. Sci. US*, 1966, vol. 56, p. 1560—1563.
 196. *Bullock T. H., Horridge G. A.* Structure and function in the nervous systems of invertebrates. San Francisco: Freeman, 1965, vol. 2, p. 809—1719.
 197. *Burn J. H., Rand M. J.* Sympathetic postganglionic mechanism. — *Nature*, 1959, vol. 184, p. 163—165.
 198. *Burn J. H., Rand M. J.* Acetylcholine in adrenergic transmission. — *Annu. Rev. Pharmacol.*, 1965, vol. 5, p. 163—182.
 199. *Burnstock G.* Do some sympathetic neurones synthesize and release both noradrenaline and acetylcholine? — *Progr. Neurobiol.*, 1978, vol. 11, p. 205—222.
 200. *Burnstock G., Iwayama T.* Fine structural identification of autonomic nerves and their relation to smooth muscle. — *Progr. Brain Res.*, 1971, vol. 34, p. 389—404.
 201. *Burt A. M.* A histochemical procedure for the localization of choline acetyltransferase activity. — *J. Histochem. and Cytochem.*, 1970, vol. 18, p. 408—415.
 202. *Burt A. M., Dettbarn W. D.* A histochemical study of the distribution of choline acetyltransferase and acetylcholinesterase activity in sensory ganglia and nerve roots of the bullfrog. — *J. Histochem.*, 1972, vol. 4, p. 401—411.
 203. *Burt A. M., Silver A.* Histochemistry of choline acetyltransferase: a critical analysis. — *Brain Res.*, 1973, vol. 62, p. 509—516.
 204. *Cain A. J.* The accumulation of carotenoids in the Golgy apparatus of neurones of *Helix*, *Planorbis* and *Lymnaea*. — *Quart. J. Microsc. Soc.*, 1950, vol. 89, p. 421—428.
 205. *Cardot J.* Considérations sur le métabolisme de la 5-hydroxytryptamine et de la tryptamine chez le Mollusque *Helix pomatia*. — *C. r. Acad. sci.*, 1964, vol. 258, p. 1103—1105.
 206. *Catania R.* Structure et histochimie de la gaine périganglionnaire et du tissu conjonctif entourant le système nerveux central de *Crepidula fornicata* (Phil.) gastéropode prosobranché. — *C. r. Acad. sci.*, 1974, vol. D279, p. 1451—1454.
 207. *Catania R., Gall S.* Etude ultrastructurale du cycle sécréteur des neurones de la jonction cérébropleurale

- chez *Crepidula fornicata* Phil. en phase femelle. — *Ibid.*, 1973, vol. D276, p. 2195—2197.
208. *Cavanaugh M. V.* Quantitative effects of the peripheral innervation area nerves and spinal ganglion cells. — *J. Comp. Neurol.*, 1951, vol. 94, p. 181—219.
209. *Chaet A. B.* Neurochemical control of gamete release in starfish. — *Biol. Bull.*, 1966, vol. 130, p. 43—58.
210. *Chan-Palay V.* Serotonin axons in the supra- and subependymal plexuses and in the leptomeninges; their roles in local alterations of cerebrospinal fluid and vasomotor activity. — *Brain Res.*, 1976, vol. 102, p. 103—130.
211. *Chen T. P.* Aquaculture practices in Taiwan. Norwich: Page Bros, 1976. 162 p.
212. *Cobb J. L. S.* The innervation of the ampulla of the tube foot in the starfish (*Astropecten irregularis*). — *Proc. Roy. Soc. London*, 1967, vol. 168, p. 91—99.
213. *Cobb J. L. S.* The innervation of the oesophagus of the sea urchin *Heliocidaris erythrogramma*. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1969, Bd. 98, S. 323—332.
214. *Cobb J. L. S.* The significance of the radial nerve cords in asteroids and echinoids. — *Ibid.*, 1970, Bd. 108, S. 457—474.
215. *Cobb J. L. S., Mullins P. A.* Synaptic structure in the visceral ganglion of the lamellibranch mollusc, *Spisula solida*. — *Ibid.*, 1973, Bd. 138, S. 75—83.
216. *Cobb J. L. S., Pentreath V. W.* The identification of chemical synapses in echinoderm nervous system. — *Thalassia jugosl.*, 1976, vol. 12, p. 181—185.
217. *Cobb J. L. S., Pentreath V. W.* Comparison of the morphology of synapses in invertebrate and vertebrate nervous system: analysis of the significance of the anatomical differences and interpretation of the morphological specializations. — *Progr. Neurobiol.*, 1978, vol. 10, p. 231—252.
218. *Coe W. K.* Spermatogenesis in the California oyster (*Ostrea lurida*). — *Biol. Bull.*, 1931, vol. 61, p. 309—315.
219. *Coggeshall R.* A light and electron microscopic study of the abdominal ganglion of *Aplysia californica*. — *J. Neurophysiol.*, 1967, vol. 30, p. 1263—1278.
220. *Cousineau G. H., Lalaque E., Charbonneau L. G.* et al. The fine structure of *Strongylocentrotus purpuratus* testis. — *Experientia*, 1977, vol. 33, p. 1096—1098.
221. *Cowden R. R.* A cytochemical investigation of oogenesis and development to the swimming larval stage in the chiton *Chiton tuberculatum*. — *Biol. Bull.*, 1961, vol. 120, p. 313—325.
222. *Csillik B., Kása P.* Localization of acetylcholinesterase in the guinea-pig cerebellar cortex. — *Acta neuroveget.*, 1967, vol. 29, p. 289—296.
223. *Dahl E., Falck B., Meclenburg C.* et al. Neuronal localization of dopamine and 5-hydroxytryptamine in some Mollusca. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1966, Bd. 71, S. 489—498.
224. *Davis K. B., Meier A. H.* Seasonal and daily variations of sodium potassium and chloride levels in the plasma and brain of *Zonatrachia albicollis*. — *Physiol. Zool.*, 1974, vol. 47, p. 13—21.
225. *Davis T. C., Wilt F. H.* RNA synthesis during oogenesis in the echinoid worm *Vrechis caupo*. — *Develop. Biol.*, 1972, vol. 27, p. 1—92.
226. *Descarries L., Beaudet A., Watkins K. C.* Serotonin nerve terminals in adult rat neocortex. — *Brain Res.*, 1975, vol. 100, p. 563—588.
227. *Dewey M. M., Barr L.* Intercellular connection between smooth muscle cells: the nexus. — *Science*, 1962, vol. 137, p. 670—672.
228. *Dinamani P.* Reproductive cycle of *Crassostrea glomerata*. — *N. Z. Journal Mar. and Freshwater Res.*, 1974, vol. 8, p. 35—36.
229. *Drew G. A.* The circulatory and nervous systems of the giant scallop (*Pecten tenuicostatus* Michels) with remarks on the possible ancestry of the Lamellibranchiata and on a method for making series of anatomical drawings. — *Biol. Bull.*, 1907, vol. 12, p. 225—258.
230. *Drew G. A.* The physiology of the nervous system of the razor-shell clam (*Ensis director* Con.). — *J. Exp. Zool.*, 1908, vol. 5, p. 312—326.
231. *Dreyer F., Peper K., Akert K.* et al. Ultrastructure of the «active zone» in the frog neuromuscular junction. — *Brain Res.*, 1973, vol. 62, p. 373—380.
232. *Dunant J., Gautron J., Israël M.* et al. Effect de la stimulation de la l'organe électrique de la terpille sur les «compartiments libre et lié» d'acétylcholine. — *C. r. Acad. sci.*, 1971, vol. 273, p. 233—236.
233. *Durchon M.* Influences endocrines dans la maturation génitale chez les invertébrés. — *Bull. Assoc. prof.*

- biol. et géol. enseign. publ., 1973, dol. 60, p. 595—610.
234. *Durchon M.* Modalités du déterminisme hormonal de la maturation sexuelle chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). — *Pubbl. staz. zool. Napoli*, 1975, vol. 39, suppl. 1, p. 510—531.
235. *Durchon M.* Les hormones chez les vars et les annélides. — *Colloq. intern. CNRS*, 1976, p. 53—76.
236. *Echinger B., Falck B., Spörrong B.* Possible axo-axonal synapses between peripheral adrenergic and cholinergic nerve terminals. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1970, Bd 107, S. 508—521.
237. *Edvinsson L.* Neurogenic mechanisms in the cerebrovascular bed. — *Acta physiol. scand.*, 1975, suppl. 427, p. 1—35.
238. *Elekes K.* The effect of different fixation procedures on the ultrastructure of the ganglia of fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.) with particular reference to the composition and morphology of the vesicle population. — *Ann. Biol. Tihany*, 1974, vol. 41, p. 3—24.
239. *Elekes K.* Electron microscopic autoradiography of serotonin uptake in the ganglia of *Anodonta cygnea* L. — *Acta biol. Acad. sci. hung.*, 1976, vol. 27, p. 183—190.
240. *Elekes K.* Autoradiographic localization of monoamine uptake in the central nervous system of a marine mollusc (*Macra stultorum* L., Pelecypoda). — *Neuroscience*, 1978, vol. 3, p. 49—58.
241. *Elekes K.* Ultrastructure of synapses in the central nervous system of lamellibranch molluscs. — *Acta biol. Acad. Sci. hung.*, 1978, vol. 29, p. 139—154.
242. *Elekes K., Hiripi L., Nemcsók J.* Ultrastructural effects of 6-hydroxydopamine and 5,6-dihydroxytryptamine on the central nervous system of fresh water mussel, *Anodonta cygnea* L. — *Ibid.*, 1977, vol. 28, p. 259—272.
243. *Elekes K., Zs.-Nagy I.* Effect of actinomycin-D on the monoamine content of the central nervous system in the fresh water mussel *Anodonta cygnea* L. as revealed by fluorescence histochemistry. — *Ann. Biol. Tihany*, 1972, vol. 39, p. 3—11.
244. *Elekes K., Zs.-Nagy I.* Electron microscopic investigations of the vesicle populations in the central nervous system of fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — *Ibid.*, 1973, vol. 40, p. 3—25.
245. *Elfin L. G.* The ultrastructure of neuronal contacts. — *Progr. Neurobiol.*, 1977, vol. 8, p. 45—79.
246. *Espel H.* Studies on the nucleolar vacuole in the oogenesis of *Arbatia punctulata*. — *Exp. Cell Res.*, 1965, vol. 38, p. 85—96.
247. *Fahmy O. G.* Oogenesis in the desert snail *Eremina desertorum* with special reference to vitellogenesis. — *Quart. J. Microsc. Sci.*, 1949, vol. 90, p. 159—181.
248. *Fährmann W.* Light- und elektronenmikroskopische Untersuchungen des Nervensystems von *Unio tumidus* (Philipsson) unter besonderer Berücksichtigung der Neurosekretion. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1961, Bd. 54, S. 689—716.
249. *Fawcett D. W., Ito S.* The occurrence of intercellular bridges in groups of cell exhibiting synchronous differentiation. — *J. Biophys. and Biochem. Cytol.*, 1959, vol. 5, p. 453—460.
250. *Fernandez J.* Nervous system of the snail *Helix aspersa*. I. Structure and histochemistry of ganglionic sheath and neuroglia. — *J. Comp. Neurol.* 1966, vol. 127, pt 1, p. 157—181.
251. *Fischer R.* Ueber die Anatomie von *Macra coquimbana* Philippi. — *Naturwissenschaften*, 1915, Bd. 33, p. 597—622.
252. *Florey E.* Acetylcholine as sensory transmitter in Crustacea. — *J. Comp. Physiol.*, 1973, vol. 83, p. 1—16.
253. *Fonnum F., Frirell B., Sjöstrand J.* Transport, turnover and distribution of choline acetyltransferase and acetylcholinesterase in the vagus and hypoglossal nerves of the rabbit. — *J. Neurochem.*, 1973, vol. 21, p. 1109—1120.
254. *Forster J.* Ueber die Leuchtorgane und das Nervensystem von *Pholas dactylus*. — *Ztschr. Wiss. Zool.*, 1914, Bd. 109, S. 349—392.
255. *Furness J.* The adrenergic innervation of the vessels supplying and draining the gastrointestinal tract. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1971, Bd. 113, S. 67—82.
256. *Gabe M.* Particularités histologiques des cellules neuro-sécrétrices chez quelques Lamellibranches. — *C. r. Acad. sci.*, 1955, vol. D 240, p. 1810—1812.
257. *Gabe M.* La neurosécrétion chez les mollusques et ses rapports avec la reproduction. — *Arch. anat. microsc.*

- et morphol. exp., 1965, vol. 54, p. 371—385.
258. *Gabe M., Rancurel P.* Caractères histologiques des cellules neuro-sécrétrices chez quelques Tereido (Mollusques, Lamellibranches). — Bull. Inst. franc. d'Afrique noire, 1969, vol. (A) 20, p. 73—78.
 259. *Gabella G., Costa M.* Adrenergic innervation of the intestinal smooth musculature. — *Experientia*, 1969, dol. 25, p. 395—396.
 260. *Ganaros A.* On development and certain points in the adult structure of the starfish *Asterias rubens* L. — *Philos. Trans. Roy. Soc. B.*, 1958, vol. 205, p. 98—157.
 261. *Geffen L. B., Livett B. G.* Synaptic vesicles in sympathetic neurons. — *Physiol. Rev.*, 1971, vol. 51, p. 98—157.
 262. *Gerchon M. D., Hagopian M., Numz F.* An electron microscope autoradiographic study of neuronal and extraneuronal localization of triated norepinephrine. — *J. Cell Biol.*, 1974, vol. 62, p. 610—624.
 263. *Gerebtzoff M.* Nœuds de Ranvier de passage et de bifurcation: étude histochemique. — *Bull. Assoc. Anat.*, 1971, vol. 152, p. 491—497.
 264. *Gersch M.* Generelle Probleme der Neuroendokrinologie wirbelloser Tiere. — *Biol. Rdsch.*, 1970, Bd. 8, S. 77—90.
 265. *Gerschenfeld H., Tramerrani S. H., Robertis de E.* Ultrastructure and function in neurohypophysis of the toad. — *Endocrinology*, 1960, vol. 66, p. 741—762.
 266. *Giacobini E., Nore B.* Dopa-decarboxylase in autonomie and sensory ganglia of the cat. — *Acta physiol. scand.*, 1971, vol. 82, p. 209—217.
 267. *Giese A. C.* Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. — *Annu. Rev. Physiol.*, 1959, vol. 21, p. 547—576.
 268. *Giese A. C.* Reproductive cycles of marine invertebrates. — *An. Acad. brasil. ciênc.*, 1976, vol. 47, suppl., p. 49—67.
 269. *Giese A. C., Pearse J. S.* Introduction: general principles. — In: *Reproduction of marine invertebrates*/Eds. A. C. Giese, J. S. Pearse. N. Y.: Acad. press, 1974, vol. 1, p. 1—49.
 270. *Giller E. J., Schwartz J. H.* Choline acetyltransferase in identified neurons of abdominal ganglion of *Aplysia californica*. — *J. Neurophysiol.*, 1971, vol. 34, p. 93—107.
 271. *Gilloteaux J.* Innervation of the anterior byssal retractor muscle in *Mytilus edulis* L. 1. Histology. — *Ztschr. Zellforsch.* 1972, Bd. 124, S. 204—216.
 272. *Gilloteaux J.* Innervation du muscle rétracteur antérieur du byssus (ABRM) de *Mytilus edulis* L. et de *Mytilus galloprovincialis* Lmk. 5. Localisation cytochimique d'activités cholinestérasiques. — *Histochemistry*, 1978, vol. 55, p. 209—224.
 273. *Gilloteaux J.* Histochemical detection of monoamine oxidase activity in smooth muscle and epithelial tissues of *Mytilus edulis* and *Mytilus galloprovincialis* Lmk. — *Acta histochem.*, 1979, vol. 15, p. 15—24.
 274. *Golding D. W.* A survey of neuroendocrine phenomena in non-arthropod invertebrates. — *Biol. Revs Cambridge Philos. Soc.*, 1974, vol. 49, p. 161—224.
 275. *Goldman R. D.* The effect of cytochalasin B on the microfilaments of baby hamster kidney (BHK-21) cells. — *J. Cell Biol.*, 1972, p. 246—254.
 276. *Goridis C., Neff N.* Monoamine oxydase in sympathetic nerves: a transmitter specific enzyme type. — *Brit. J. Pharmacol.*, 1971, vol. 43, p. 814—818.
 277. *Goridis C., Neff N.* Evidence for specific monoamine oxydase in human sympathetic nerve. — *Proc. Soc. Exp. Biol. and Med.*, 1972, vol. 140, p. 573—574.
 278. *Gottfried H., Dorfman R. I.* Steroids of invertebrates. 5. The in vitro biosynthesis of steroids by the male-phase ovotestis of the slug (*Ariolimax californicus*). — *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1970, vol. 15, p. 120—138.
 279. *Gottfried H., Dorfman R. I.* Steroids of invertebrates. 6. Effect of tentacular homogenates in vitro upon post-androstenedione metabolism in the male phase of *Ariolimax californicus* ovotestis. — *Ibid.*, 1970, vol. 15, p. 139—142.
 280. *Gottfried H., Lusia O.* Steroids of invertebrates: the in vitro production of 11-ketotestosterone and other steroids by the eggs of the slug, *Arion ater rufus* (Linn.). — *Nature*, 1966, vol. 212, p. 1488—1489.
 281. *Grasso M.* Sexuality and neurosecretion in fresh water planarians. — In: *Intersexuality Animal Kingdom*. B., etc., 1975, p. 20—29.
 282. *Gray E. G.* The fine structural characterization of different types of

- synapses. — *Progr. Brain Res.*, 1971, vol. 34, p. 149—160.
283. *Gray E. G.* The cytonet, plain and coated vesicles, reticulosomes, multivesicular bodies and nuclear pores. — *Brain Res.*, 1973, vol. 62, p. 329—335.
284. *Gray E. G., Young J. Z.* Electron microscopy of synaptic structure of Octopus brain. — *J. Cell Biol.*, 1964, vol. 4, p. 87—103.
285. *Green J., Breeman V.* Electron microscopy of the pituitary and observations on neurosecretion. — *Amer. J. Anat.*, 1955, vol. 97, p. 177—227.
286. *Greenberg M. J., Price D. A.* FMRamide, a cardioexcitatory neuropeptide of molluscs: an agent in search of a mission. — *Amer. Zool.*, 1979, vol. 19, p. 163—175.
287. *Greenfield L., Giese A. C., Farmanfarmanian A.* et al. Cyclic biochemical changes in several echinoderms. — *J. Exp. Zool.*, 1958, vol. 139, p. 507—523.
288. *Grieser E.* Ueber die Anatomie von *Chama pellucida* Brod. — *Zool. Jb.*, 1913, Bd. 13, S. 207—278.
289. *Grillo M. A.* Extra-cellular synaptic vesicles in mouse heart. — *J. Cell Biol.*, 1970, vol. 47, p. 547—553.
290. *Grillo M. A., Palay S. L.* Granule containing vesicles in the autonomic nervous system. — In: *Fifth Intern. Congr. for Electron Microsc.*/Ed. S. Breese. N. Y.: Acad. press, 1962, p. 1—26.
291. *Gruber H., Zenker W., Hohberg E.* Untersuchungen über die Spezifität der Cholinesterases in peripheren Nerven system der Ratte. — *Histochemia*, 1971, vol. 27, p. 78—86.
292. *Gubicza A.* Relation of body size, ganglions and neuron dimensions in the fresh water mussel *Anodonta cygnea* L. — *Ann. Biol. Tihany*, 1965, vol. 32, p. 3—9.
293. *Gubicza A., Zs.-Nagy I.* Histological examination of the ganglions in the fresh water mussel with impregnation methods *Anodonta cygnea* L. — *Ibid.*, 1965, vol. 32, p. 11—15.
294. *Gunther J., Schurmann F. W.* Ultrastructure of the dorsal giant fibre in the ventral nerve cord of the earthworm. 2. Synaptic connections of the proximal collaterals of the giant fibres. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1973, Bd. 139, S. 369—397.
295. *Gupta B. L., Mellon D. J., Treherne J. E.* The organization of the central nervous connectives in *Anodonta cygnea* (L.) (Mollusca: Eulamellibranchia). — *Tissue and Cell*, 1969, vol. 81, p. 1—30.
296. *Gwyn D., Wolstencroft J.* Cholinesterases in a vascular structure in the floor of the fourth ventricle of the cat. — *Nature*, 1967, vol. 214, p. 831—832.
297. *Hagerman D. G., Wellington F. D., Villee C. A.* Estrogens in marine invertebrates. — *Biol. Bull.*, 1957, vol. 112, p. 180—183.
298. *Halberg F. F., Halberg F., Giese A. C.* Estimation of objective parameters for circannual rhythms of marine invertebrates. — *Ras. Neurol. Vegetat.*, 1969, vol. 23, p. 173—186.
299. *Harms W.* Postembryonale Entwicklungsgeschichte der Unioniden. — *Zool. Jb.*, 1909, Bd. 28, S. 325—382.
300. *Harris R. J. C.* Cell movement and cell contact. N. Y.: Acad. press, 1961. 465 p.
301. *Hartman B., Udenfriend S.* The application of immunological techniques to the study of enzymes regulating catecholamine synthesis and degradation. — *Pharmacol. Revs.*, 1972, vol. 24, p. 311—330.
302. *Hathaway R. R.* Conversion of estradiol-17 β by sperm preparations of sea urchins and oysters. — *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1965, vol. 5, p. 504—508.
303. *Heard W. H.* Sexuality and other aspects of reproduction in Anodonta (Pelecypoda: Unionidae). — *Malacologia*, 1975, vol. 15, p. 81—103.
304. *Hebb C.* Formation, storage and liberation of acetylcholine. — *Handbuch exp. Pharmacol.*, 1963, Bd. 15, S. 55—88.
305. *Herlant-Meewis H.* Neurosecretory phenomena during reproduction in Oligochaeta. — In: *Intersexuality Animal. Kingdom. B. etc.*, 1975, p. 57—63.
306. *Herlant-Meewis H.* Phénomènes neurosécrétoires et amines chez les annélides. — *Bull. Cl. Sci. Acad. Roy. Belg.*, 1977, vol. 63, p. 240—247.
307. *Hiripi L.* Paper chromatographic and fluorometric examination of the serotonin content in the nervous system and other tissues of three fresh-water molluscs (*Anodonta*, *Unio*, *Lymnaea*). — *Ann. Biol. Tihany*, 1968, vol. 35, p. 3—11.
308. *Hiripi L.* A biogén monoaminok szerepe a tavikagyló (*Anodonta cygnea* L.) aktivitásának szabályozásában. — *Ibid.*, 1977, vol. 44, p. 61—75.

309. *Hiripi L., Nemcsók J., Salanki J.* The effect of monoamine oxidase inhibitors on the ganglionic serotonin and catecholamine levels and on the activity in the fresh-water mussel (*Anodonta cygnea* L., Pelecypoda). — *Ibid.*, 1974, vol. 41, p. 25—33.
310. *Hiripi L., Rakonczay Z., Nemcsók J.* The uptake kinetics of serotonin, dopamine and noradrenaline in the pedal ganglia of the fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L., Pelecypoda). — *Ibid.*, 1975, vol. 42, p. 21—28.
311. *Hiripi L., Salanki J.* The role of monoamine oxidase in the inactivation of serotonin in the nervous system and other tissues of *Anodonta cygnea* L. — *Ibid.*, 1971, vol. 38, p. 31—38.
312. *Holland N. D., Giese A. C.* An autoradiographic investigation of the gonads of the purple sea urchin (*Strongylocentrotus purpuratus*). — *Biol. Bull.*, 1965, vol. 128, p. 241—258.
313. *Horridge G. A.* Relations between nerves and cilia in ctenophores. — *Amer. Zool.*, 1965, vol. 5, p. 357—375.
314. *Horridge G. A.* The origins of the nervous system. — In: *The structure and function of nervous tissue*/Ed. G. H. Bourne. N. Y.; L.: Acad. press, 1968, vol. 1, p. 1—29.
315. *Houtteville P., Lubet P.* Analyse expérimentale, en culture organotypique, de l'action des ganglions cérébropleuraux et viscéraux sur le manteau de la moule mâle, *Mytilus edulis* L. (mollusque pélecypode). — *C. r. Acad. sci.*, 1974, vol. D278, p. 2469—2472.
316. *Hubbard J. I.* Microphysiology of vertebrate neuromuscular transmission. — *Physiol. Revs.*, 1973, vol. 53, p. 674—723.
317. *Huebner E., Anderson E.* A cytological study of the ovary of Rhodnius prolixus. 1. The ontogeny of the follicular epithelium. — *J. Morphol.*, 1972, vol. 136, p. 459—494.
318. *Ibata Y., Matsuura T., Nojyo Y.* The effect of 5- and 6-hydroxydopamine on the central monoaminergic neurons of the rat and cat: fluorescence, histochemistry and electron microscopy. — *Acta histochem. et cytochem.*, 1974, vol. 7, p. 126—139.
319. *Idler D. R., Saigal G. B., Kanazawa A.* Steroid desmolase in gonads of a marine invertebrate, *Placopecten magellanicus* Gmelin. — *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1969, vol. 12, p. 222—230.
320. *Ikegami S., Kamiya Y., Shirai H.* Characterization and action of meiotic maturation inhibitors in starfish ovary. — *Exp. Cell Res.*, 1976, vol. 103, p. 233—240.
321. *Ikegami S., Kamiya Y., Tamura S.* Isolation and identification of spawning inhibitors from ovaries of the starfish, *Asterias amurensis*. — *Agr. and Biol. Chem.*, 1972, vol. 36, p. 1087—1089.
322. *Ikegami S., Tamura S.* Spawning control in starfish. — *Experientia*, 1973, vol. 29, p. 325.
323. *Ikegami S., Tamura S., Kanatani H.* Starfish gonad: action and chemical identification of spawning inhibitor. — *Science*, 1967, vol. 158, p. 1052—1053.
324. *Imai T., Sakai S.* Study of breeding of Japanese oyster *Crassostrea gigas*. — *Tohoku J. Agr. Res.*, 1961, vol. 12, p. 125—171.
325. *Itakura T., Maeda T., Tohyama M.* Electron microscopic alteration of synaptic vesicles after α -methyl-p-tyrosine administration in sympathetic nerve terminals demonstrated by potassium permanganate fixation. — *Ann. histohim.*, 1975, vol. 20, p. 173—182.
326. *Ito S.* Structure and function of the glycocalyx. — *Fed. Proc.*, 1969, vol. 28, p. 12—18.
327. *Iwata K. S.* Gonadal shedding pressure in the sea urchin. — *Zool. Mag.*, 1976, vol. 85, p. 270—272.
328. *Iwayama T., Furness I. B.* Enhancement of the granulation of adrenergic storage vesicles in drug-free solution. — *J. Cell Biol.*, 1971, vol. 48, p. 699—703.
329. *Jaim-Etcheverry G., Zieher L. M.* Coexistence of monoamines in adrenergic synaptic vesicles. — *Acta physiol. Latinoamer.*, 1973, vol. 23, p. 205—206.
330. *Japha J. L., Wachtel A. W.* Transmission in the visceral ganglion of the fresh-water pelecypod, *Elliptio complanatus*. 1. Light, fluorescence and electron microscopy. — *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1969, vol. 29, p. 561—570.
331. *Japha J. L., Wachtel A. W.* Transmission in the visceral ganglion of the fresh-water pelecypod, *Elliptio complanatus*. 2. Esterase histochemistry. — *Ibid.*, 1969, vol. 29, p. 571—579.
332. *Jones D. G.* Synapses and synaptosomes. L.: Chapman and Hall, 1975. 328 p.
333. *Joo F., Csillik B.* Topographic correlation between the hemato-encephalic barrier and the cholinesterase

- activity of brain capillaries. — *Exp. Brain Res.*, 1966, vol. 1, p. 147—151.
334. *Joosse J.* Endocrinology of molluscs. — *Colloq. intern. CNRS*, 1976, p. 107—123.
335. *Juorio A. V., Killick S. W.* Monoamines and their metabolism in some molluscs. — *Comp. and Gen. Pharmacol.*, 1972, vol. 3, p. 283—295.
336. *Kai-Kai M. A., Kerkut G. A.* Mapping and ultrastructure of neurosecretory cells in the brain of *Helix aspersa*. — *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1979, vol. 64A, p. 97—107.
337. *Kanatani H.* Maturation-inducing substance in starfishes. — *Intern. Rev. Cytol.*, 1973, vol. 35, p. 253—298.
338. *Kanatani H.* Maturation-inducing substances in asteroid and echinoid oocytes. — *Amer. Zool.*, 1975, vol. 15, p. 493—505.
339. *Kanatani H.* Hormones in Echinodermata. — *Colloq. intern. CNRS*, 1976, p. 177—188.
340. *Kanatani H., Ohguri M.* Effect of gonad extract on oocyte maturation in the starfish, *Asterias amurensis*. — *Zool. Mag.*, 1970, vol. 79, p. 58—59.
341. *Kanerva Z., Hervonen A., Tissari A. H.* Synaptosomes containing large agranular vesicles isolated from developing rat brain. — *Acta physiol. scand.*, 1975, vol. 94, p. 393—397.
342. *Ka-no H.* Artificial discharge of reproductive substance of Mollusca by repeated temperature stimulation. — *Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.*, 1963, vol. 20, p. 114—120.
343. *Kasa P., Morris D.* Inhibition of choline acetyltransferase and its histochemical localization. — *J. Neurochem.*, 1972, vol. 19, p. 1299—1304.
344. *Kasinathan S.* A note on the influence of neurosecretory cells on carbohydrate metabolism in *Meretrix casta* (Chemnitz). — *Sci. and Cult.*, 1967, vol. 33, p. 84.
345. *Kennedy A. V., Battle H. J.* Cyclic changes in the gonad of the american oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. — *Canad. J. Zool.*, 1964, vol. p. 305—321.
346. *Kim Y. S.* Histological observations of the annual change in the gonad of the starfish *Asterias amurensis* Lutken. — *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1968, vol. 19, p. 97—108.
347. *Kishimoto T., Kanatani H.* Cytoplasmic factor responsible for germinal vesicle breakdown and meiotic maturation in starfish oocyte. — *Nature*, 1976, vol. 260, p. 321—322.
348. *Knowles F. G. W.* Neuroendocrine correlations at the level of ultrastructure. — *Arch. anat. microsc. et morphol. exp.*, 1965, vol. 54, p. 343—358.
349. *Koelle G.* A new general concept of the neurohumoral functions of acetylcholine and acetylcholinesterase. — *J. Pharmacol. and Exp. Ther.*, 1962, vol. 14, p. 65—90.
350. *Koelle W., Hossaini K., Akbarzadeh P.* et al. Histochemical evidence and consequences of the occurrence. — *J. Histochem. and Cytochem.*, 1970, vol. 18, p. 812—819.
351. *Koenig E.* Synthetic mechanisms in the axon. — *J. Neurochem.*, 1965, vol. 12, p. 343—355.
352. *Kokko A.* Histochemical and cytophotometric observations on esterases in the spinal ganglion of the rat. — *Acta physiol. scand.*, 1965, vol. 261, p. 66—76.
353. *Kokko A., Mautner H., Bennett R.* Fine structural localization of acetylcholinesterase. — *J. Histochem. and Cytochem.*, 1969, vol. 17, p. 625—640.
354. *Kopin I.* Storage and metabolism of catecholamines. — *Pharmacol. Revs.*, 1964, vol. 16, p. 179—191.
355. *Kopin I., Gordon E.* Metabolic rate of circulating bound and reserpine- and tyramine-released H^3 -norepinephrine. — *Fed. Proc.*, 1962, vol. 21, p. 332.
356. *Korringa P.* Relations between the moon and periodicity in the breeding of marine animals. — *Ecol. Monogr.*, 1974, vol. 17, p. 347—381.
357. *Korschelt E., Heider K.* Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungs-geschichte der wirbellosen Tiere. Jena: Gustav Fischer, 1902.
358. *Krasne F. B., Stirling C. A.* Synapses of crayfish abdominal ganglia with special attention to afferent and efferent connections of the lateral giant fibres. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1972, Bd. 127, S. 526—544.
359. *Krizevic K.* Chemical nature of synaptic transmission in vertebrates. — *Physiol. Revs.*, 1974, vol. 54, p. 418—520.
360. *Kupfermann I.* Stimulation of egg laying: possible neuroendocrine function of bag cells of abdominal ganglion of *Aplysia californica*. — *Nature*, 1967, vol. 216, p. 814—815.
361. *Kupfermann I.* Studies on the neurosecretory control of egg laying in *Aplysia*. — *Amer. Zool.*, 1972, vol. 12, p. 513—519.

362. *Kuszenski R., Segal D. S., Mandell J. A.* Regional and subcellular distribution and kinetic properties of rat brain choline acetyltransferase some functional considerations. — *J. Neurochem.*, 1975, vol. 24, p. 39—45.
363. *Labos E., Zs-Nagy I., Benkő K.* et al. Electrophysiological and electron microscopic studies on the fibre composition of the cerebrovisceral connective of *Anodonta cygnea* L. — *Ann. Biol. Tihany*, 1963, vol. 30, p. 59—65.
364. *Lammens J. J.* The morphology of the central nervous system of *Macoma balthica* (L.). — *Netherl. J. Zool.*, 1969, vol. 19, p. 105—127.
365. *Lang A.* Lehrbuch der Vergleichende Anatomie der Wirbellosen Tiere. 1. Mollusca. Jena: Gustav Fischer, 1900.
366. *Laviolette P.* Role de la gonade dans le Déterminisme humoral de la maturité glandulaire du tractus génital chez quelques gastéropodes Arionidae et Limacidae. — *Bull. biol. France Belgique*, 1954, vol. 88, p. 310—332.
367. *Laviolette P.* Role de la gonade dans la maturation glandulaire du tractus génital chez quelques Gastéropodes. — *Ann. sci. natur. Zool. et biol. anim.*, 1956, vol. 18, p. 171—173.
368. *Lebbin C., Waser P. G.* Studies about the specificity of the histochemical localization of choline acetyltransferase. — *Histochemistry*, 1975, vol. 45, p. 309—317.
369. *Leclerc M.* Présence de fibres nerveuses dans le complexe axial d'*Asterina gibbosa* Pennant (Echinoderme, Astéride). — *C. r. Acad. sci.*, 1970, vol. D271, p. 100—101.
370. *Lentz Th. L.* Primitive nervous systems. New Haven; London: Yale Univ. press, 1968. 148 p.
371. *Leonard V. K.* Seasonal gonadal changes in bivalve molluscs in Tomales Bay, California. — *Veliger*, 1969, vol. 11, p. 382—390.
372. *Lever I., Spriggs T., Graham I. D.* A formol-fluorescence, fine structural and autoradiographic study of the vascular tree in the intact and sympathectomized pancreas of the cat. — *J. Anat.*, 1968, vol. 103, p. 15—34.
373. *Levi G.* Struttura e istogenesi dei ganglii Cerebro-spinali dei mammiferi. — *Anat. Anz.*, 1907, Bd. 30, S. 67—72.
374. *Lewis R. W.* Fatty acid composition of some marine animals from various depths. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1967, vol. 24, p. 1101—1115.
375. *Lewis R., Shute C.* The distribution of cholinesterase in cholinergic neurons demonstrated with electron microscope. — *J. Cell Sci.*, 1966, vol. 1, p. 381—390.
376. *List Th.* Die Mytiliden des Golfes von Neapel. — In: *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, 1902. Vol. 27. 312 p.
377. *Livett B., Geffen L. B.* Synaptic vesicles in sympathetic neurons. — *Physiol. Revs.*, 1971, vol. 51, p. 1—35.
378. *Loh Y. P., Gainer H.* Low molecular weight specific protein identified molluscan neurones. I. Synthesis and storage. — *Brain Res.*, 1975, vol. 92, p. 181—192.
379. *Longcamp D. D., Lubet P., Drosowsky M.* The in vitro biosynthesis of steroids by the gonad of the mussel (*Mytilus edulis*). — *Gen. and Comp. Endocrinol.*, 1974, vol. 22, p. 116—127.
380. *Loosanoff V. L.* Gametogenesis and spawning of the European oyster *Ostrea edulis* in waters of maine. — *Biol. Bull.*, 1942, vol. 82, p. 86—94.
381. *Loosanoff V. L.* Seasonal gonadal changes in the adult oysters *Ostrea virginica* of Long Island sound. — *Ibid.*, 1942, vol. 82, p. 195—205.
382. *Loosanoff V. L.* Precocious gonad development in oyster induced in midwinter by high temperature. — *Science*, 1945, vol. 102, p. 124—125.
383. *Loosanoff V. L., Davis H. C.* Temperature requirements for maturation of gonads of northern oysters. — *Biol. Bull.*, 1952, vol. 103, p. 80—96.
384. *Loosanoff V. L., Davis H. C.* Repeated semiannual spawning of northern oysters. — *Science*, 1952, vol. 115, p. 675—676.
385. *Loosanoff V. L., Davis H. C.* Rearing of bivalve molluscs. — *Adv. Mar. Biol.*, 1963, vol. 1, p. 1—136.
386. *Loosanoff V. L., Miller W. S., Smith P. B.* Growth and setting of larvae of *Venus mercenaria* in relation to temperature. — *J. Mar. Res.*, 1951, vol. 10, p. 97—105.
387. *Lubet P.* Sur l'émission des gamètes chez *Chlamys varia* L. — *C. r. Acad. sci.*, 1951, vol. D236, p. 129—130.
388. *Lubet P.* Cycle neurosécrétoire chez *Chlamys varia* L. et *Mytilus edulis* L. (Mollusques lamellibranches. — *Ibid.*, 1955, vol. D241, p. 119—121.
389. *Lubet P.* Le déterminisme de la ponte chez les lamellibranches (*Mytilus edulis* L.). Intervention des ganglions nerveux. — *Ibid.*, p. 254—256.
390. *Lubet P.* Effets de l'ablation des centres nerveux sur l'émission des

- gamètes chez *Mytilus edulis* L. et *Chlamys varia* L. (Mollusques Lamellibranches). — *Ann. sci. natur. Zool. et biol. anim.*, 1956, vol. 18, p. 175—184.
391. *Lubet P.* Cycle sexuel de *Mytilus edulis* L. et *Mytilus galloprovincialis* Lmk. dans le bassin d'Arcachon (Gironde). — *Année biol.*, 1957, vol. 33, p. 19—29.
392. *Lubet P.* Incidences de l'ablation bilatérale des ganglions cérébroïdes sur la gamétogénèse et le développement du tissu cojonctif chez la moule *Mytilus galloprovincialis* Lmk. (Moll. Lamell.). — *C. r. Soc. biol.*, 1965, vol. 159, p. 397—399.
393. *Lubet P.* Essai d'analyse expérimentale des perturbations produites par les ablations de ganglions nerveux chez *Mytilus edulis* L. et *Mytilus galloprovincialis* Lmk. (Mollusques Lamellibranches). — *Ann. endocrinol.*, 1966, vol. 27, p. 353—365.
394. *Lubet P.* Le cycle sexuel et son contrôle endocrinien chez quatre espèces de Mollusques Lamellibranches. — *Haliotis*, 1978, vol. 9, p. 99—105.
395. *Lubet P., Herlin P., Mathieu M., Collin F.* Tissu de réserve et cycle sexuel chez les lamellibranches. — *Ibid.*, 1976, p. 59—62.
396. *Lubet P., Pujol J. P.* Sur l'évolution du système neurosécréteur de *Mytilus galloprovincialis* Lmk. (Mollusque lamellibranches) lors de variations de la salinité. — *C. r. Acad. sci.*, 1963, vol. D257, p. 4032—4034.
397. *Lubet P., Pujol J. P.* Incidence de la neurosécrétion sur l'euryhalinité de *Mytilus galloprovincialis* Lmk. Variation de la teneur en eau. — *Rapp. Comm. Intern. Explor. Sci. Mer Méditerran.*, 1965, vol. 18, p. 149—154.
398. *Lucas A.* Recherches sur la sexualité des Mollusques Bivalves. — *Bull. biol. France et Belgique*, 1965, vol. 99, p. 115—247.
399. *Mancini G., Frontali T. V.* Fine structure of the mushroom body neuropile of the brain of the roach *Periplaneta americana*. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1967, Bd. 83, S. 334—343.
400. *Marsden C. A.* The occurrence of 5-hydroxyindoleacetic acid in the central nervous system of *Planorbis corneus*. — *Comp. and Gen. Pharmacol.*, 1972, vol. 3, p. 1—5.
401. *Martin R.* The structural organization of the intracerebral giant fibre system of Cephalopods. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1969, Bd. 97, S. 50—68.
402. *Martoja M.* Endocrinology of mollusca. — In: *Chemical zoology*. N. Y.; L.: Acad. press, 1972, vol. 7, p. 349—392.
403. *Masaguki K.* Gas chromatographic analysis of fatty acids in non-polar lipids of sea urchin gonad in combination with thin-layer argentation chromatography. — *J. Shimonoseki Univ. Fish.*, 1973, vol. 22, p. 45—50.
404. *Matthews M. A., Gardner D. L.* The fine structure of the mesenteric arteries of the rat. — *Angiology*, 1966, vol. 17, p. 902—909.
405. *Mayhew T. M., Cruz-Orive L.-M.* Some stereological correction formulae with particular applications in quantitative neurohistology. — *J. Neurol. Sci.*, 1975, vol. 26, p. 503—509.
406. *Meisenheimer J.* Entwicklungsgeschichte von *Dreissena polymorpha* Pall. — *Naturwissenschaften*, 1901, Bd. 48, S. 1—7.
407. *McCaman R. E., Dewhurst S. A.* Choline acetyltransferase in individual neurons of *Aplysia californica*. — *J. Neurochem.*, 1970, vol. 17, p. 1421—1426.
408. *McCaman R. E., Dewhurst S. A.* Metabolism of putative transmitters in individual neurons of *Aplysia californica*. Acetylcholinesterase and catechol-O-methyl transferase. — *J. Neurochem.*, 1971, vol. 18, p. 1329—1335.
409. *McLaughlin B. J., Howes E. A.* Structural connections between dense core vesicles in the central nervous system of *Anodonta cygnea* L. (Mollusca, Eulamellibranchia). — *Ztschr. Zellforsch.*, 1973, Bd. 144, S. 77—88.
410. *Mori K.* Histochemical study on the localization and physiological significance of glucose-6-phosphate dehydrogenase system in the oyster during the stages of sexual maturation and spawning. — *Tohoku J. Agr. Res.*, 1967, vol. 17, p. 287—300.
411. *Mori K.* Effect of steroid on oyster. 1. Activation of respiration in gonad by estradiol-17 β . — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1968, vol. 34, p. 915—919.
412. *Mori K.* Effect of steroid on oyster. 2. Increase in rates of fertilization and development by estradiol-17 β . — *Ibid.*, 1968, vol. 34, p. 997—999.
413. *Mori K.* Effect of steroid on oyster. 4. Acceleration of sexual maturation in female *Cressostrea gigas* by estradiol-17 β . — *Ibid.*, 1969, vol. 35, p. 1077—1079.

414. Mori K., Muramatsu T., Nakamura Y. Effect of steroid on oyster. 3. Sex reversal from male to female in *Crassostrea gigas*. — *Ibid.*, 1969, vol. 35, p. 1072—1077.
415. Mori K., Tamate H., Imai T. Presence of Δ^5 - 3β -hydroxysteroid dehydrogenase activity in the tissues of maturing oysters. — *Tohoku J. Agr. Res.*, 1964, vol. 15, p. 269—277.
416. Mori K., Tamate H., Imai T. Presence of 17β -hydroxysteroid dehydrogenase activity in the tissues of maturing oysters. — *Ibid.*, 1965, vol. 16, p. 147—153.
417. Myers P. R. Dopamine: localization of uptake in the pedal ganglion of *Quadrula pustulosa* (Pelecypoda). — *Tissue and Cell*, 1974, vol. 6, p. 49—64.
418. Myers P. R., Sweeney C. The determination of the catecholamines and their metabolites in the pedal ganglion of *Quadrula pustulosa* (Mollusca, Pelecypoda). — *Comp. and Gen. Pharmacol.*, 1972, vol. 3, p. 277—282.
419. Nachmansohn D. Choline acetylase. — *Hand. Exp. Pharmacol.*, 1963, Bd. 15, S. 40—54.
420. Nagabhushanam R. Neurosecretion in the oyster, *Crassostrea virginica*. — *Amer. Zool.*, 1962, vol. 2, p. 433.
421. Nagabhushanam R. The histology of the neurosecretory system of the clam, *Spisula solidissima*. — *Ibid.*, 1962, vol. 2, p. 543.
422. Nagabhushanam R. Neurosecretory cycle and reproduction in the Bivalve, *Crassostrea virginica*. — *Ind J. Exp. Biol.*, 1963, vol. 1, p. 161—162.
423. Nagabhushanam R. Observations on the neurosecretory cells in the Lamellibranch *Spisula solidissima* (Dillwyn). — *Nucleus*, 1963, vol. 6, p. 99—102.
424. Nagabhushanam R. Neurosecretion in the oyster, *Crassostrea virginica*. — *J. Zool. Soc. India*, 1963(1966), vol. 15, p. 100—111.
425. Nagabhushanam R. Effect of removal of neurosecretory cells on spawning in the mussel *Modiolus demissus* (Mollusca: Lamellibranchiata). — *Curr. Sci. (India)*, 1964, vol. 33, p. 215—216.
426. Nagabhushanam R. Neurosecretory changes in the nervous system of the oyster *Crassostrea virginica*, induced by various experimental conditions. — *Ind. J. Exp. Biol.*, 1964, vol. 2, p. 1—4.
427. Nagabhushanam R. Neurosecretory cells of the bivalve *Yoldia limatula*. — *J. Mar. Biol. Assoc. India*, 1964, vol. 5, p. 316—317.
428. Nagabhushanam R. Note on the neurosecretory cells in the nervous system of the mussel, *Modiolus demissus* (Mollusca: Lamellibranchiata). — *Curr. Sci. (India)*, 1964, vol. 33, p. 20—21.
429. Nagabhushanam R. The neurosecretory system of the Pholad, *Diplothyra smithii* (Mollusca: Lamellibranchiata). — *Rec. Zool. Surv. India*, 1964, vol. 62, p. 101—107.
430. Nagabhushanam R. Neurosecretory cell types in the central nervous system of the lamellibranch mollusc, *Rangia cuneata* (Gray). — *Sci. and Cult.*, 1965, vol. 31, p. 156—157.
431. Nagabhushanam R. Observation on neurosecretion in the central nervous system of Mollusca. — *Bull. Nat. Inst. Sci. India*, 1968, vol. 36, p. 1—15.
432. Nagabhushanam R. Neurosecretory control of reproduction in the bivalve, *Paphia*. — In: 26th Intern. Congr. Physiol. Sci. New Delhi, 1974, vol. 11, p. 18.
433. Nagabhushanam R., Dhamne K. P. Neuroendocrinology of the clam *Paphia laterisulca*. — *Ind. J. Mar. Sci.*, 1977, vol. 6, p. 88—90.
434. Nagabhushanam R., Lomte V. S. Studies on neurosecretion in the mussel, *Parreysia corrugata*. — *Brotéria. Ciênc. natur.*, 1973, vol. 42, p. 53—64.
435. Nakai Y., Shinikawa Y. Electron microscopic autoradiography on the localization of serotonin in the frog median eminence. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1971, Bd. 119, S. 326—333.
436. Narchi W. A importância do conhecimento dos eidos gametogênicos de bivalve comestivo. — *Ann. Acad. brasil.*, 1976, vol. 47, p. 133—134.
437. Nimitz M. A., Giese A. C. Histochemical changes correlated with reproductive activity and nutrition in the chiton *Katharina tunicata*. — *Quart. J. Microsc. Soc.*, 1964, vol. 105, p. 481—495.
438. Nissl F. Ueber den Zusammenhang von Zellstruktur und Zellfunktion in der centralen Nervenzelle. — *Tageblatt der 61. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Köln*, 1889, Bd. 8, S. 194—215.
439. Nolte A., Breuer H., Kuhlmann D. Cytosomale Einschlüsse und Neurosecret im Nervengewebe von Gastro-

- poden. — Ztschr. Zellforsch., 1965, Bd. 68, S. 1—27.
440. Nordmann J. J., Morris J. F. Depletion of neurosecretory granules and membrane retrieval in the sinus gland of the crab. — Cell and Tissue Res., 1980, vol. 205, p. 31—42.
441. Odiete W. O. The fine structure of the neurones in the mid-dorsal lobes of the visceral ganglion of the lamelibranch mollusc *Scrobicularia plana* (Da Costa). — J. Molluscan Stud., 1978, vol. 44, p. 305—321.
442. Oesterle D., Barth F. G. Zur Feinstruktur einer elektrischen Synapse. — Ztschr. Zellforsch., 1973, Bd. 136, S. 139—152.
443. Olesen B. R., Berg R. A., Prockop D. J. Collagen synthesis: localization of prolyl hydroxylase in tendon cells detected with ferritin-labeled antibodies. — Science, 1973, vol. 182, p. 825—827.
444. Oosaki P., Ishii S. Observations on the ultrastructure of nerve cells in the brain of the planarian *Dugesia gonoccephala*. — Ztschr. Zellforsch., 1965, Bd. 66, S. 782—793.
445. Orton J. H. Observations and experiments on sex change in the european oyster *Ostrea edulis*. — J. Mar. Biol. Assoc. UK, 1927, vol. 14, p. 1047—1055.
446. Pellegrino I. A. Granulated vesicles in the pineal gland of the mouse. — Ztschr. Zellforsch., 1969, Bd. 101, S. 408—418.
447. Pellegrino I. A., Suburo A. M. Functional structure of the adrenergic nerve ending. — Acta cient. venez., 1971, vol. 22, suppl. 2, p. 172—178.
448. Pelseneer P. Contributions à l'étude des Lamelibranches. — Arch. Biol., 1891, vol. 11, p. 147—312.
449. Pentreath V. W., Cobb J. L. S. Neurobiology of Echinodermata. — Biol. Revs Cambridge Philos. Soc., 1972, vol. 47, p. 363—392.
450. Pentreath V. W., Cottrell G. A. The blood supply to the central nervous system of *Helix pomatia*. — Ztschr. Zellforsch., 1970, Bd. 111, S. 160—178.
451. Peute J., Kamer J. C., van de. On the histochemical differences of aldehydefuchsin positive material in the fibres of the hypothalamohypophysial tract of *Rana temporaria*. — Ibid., 1967, Bd. 83, S. 441—448.
452. Pfannenstiel H.-D. Endocrinology of polychaete reproduction and sexual development. — Bull. Zool., 1978, vol. 45, p. 171—188.
453. Pfenninger K. H., Rouvainen C. M. Stimulation and calcium-dependence of vesicle attachment sites in the persynaptic membrane: a freeze-cleave study of lamprey spinal cord. — Brain Res., 1974, vol. 72, p. 1—23.
454. Polgár M., Baranyi I. B. A fény. sötétség és hőhatás vizsgálata a tavikagyló (*Anodonta cygnea*) neuroszekreciós sejtjében. — Biol. Közl., 1969, vol. 16, p. 117—121.
455. Porchet M. Données actuelles sur le contrôle endocrine de la maturation génitale des néreïdiens (Annélides Polychètes). — Année biol., 1976, vol. 15, p. 329—377.
456. Quayle D. B. Pacific oyster culture in British Columbia. — Bull. Fish. Res. Board Canada., 1969, vol. 27, p. 1—192.
457. Reddiah K. The sexuality and spawning of manx Pectenids. — J. Mar. Biol. Assoc. UK, 1962, vol. 42, p. 683—703.
458. Ritz V., Storch U. Zum ultrastrukturellen Aufbau der Blutgefäße der Holothuroidea und Echinoidea (Echinodermata). — Zool. Anz., 1978, Bd. 201, S. 64—76.
459. Robertis de E. D., Salganicof L., Pellegrino A. et al. Isolation of synaptic vesicles and structural organization of the acetylcholine system within brain nerve endings. — J. Neurochem., 1963, vol. 10, p. 225—235.
460. Rosenbluth J. The visceral ganglion of *Aplysia californica*. — Ztschr. Zellforsch., 1963, Bd. 60, S. 213—236.
461. Rosenbluth J. Myoneural junctions of two ultrastructurally distinct types in earthworm body wall muscle. — J. Cell Res., 1972, vol. 54, p. 566—579.
462. Rosenbluth J. Membrane specialization at an insect myoneural junction. — J. Cell Biol., 1973, vol. 59, p. 143—149.
463. Rosenbluth J. Post junctional membrane specialization at cholinergic myoneuronal junctions in the leech. — J. Comp. Neurol., 1973, vol. 151, p. 399—408.
464. Ross R. The fibroblast and wound-repair. — Biol. Rev., 1968, vol. 43, p. 51—96.
465. Ross R., Bornstein P. The elastic fibre. I. The separation and partial characterization of its macromolecular components. — J. Cell Biol., 1969, vol. 40, p. 366—381.

466. *Ross R., Klebanoff S.* The smooth muscle cell. — *Ibid.*, 1971, vol. 50, p. 159—186.
467. *Roth C. D., Richardson K. C.* Electron microscopical studies on axonal degeneration in the rat iris following ganglionectomy. — *Ann. J. Anat.*, 1969, vol. 124, p. 341—360.
468. *Roubos E. W.* Regulation of neurosecretory activity in the freshwater pulmonate *Lymnaea stagnalis* (L.) with particular reference to the role of the eyes. — *Cell and Tissue Res.*, 1975, vol. 160, p. 291—314.
469. *Rué G., Bierne J.* Effects du facteur cérébral gonadoinhibiteur (FGI) sur la morphologie et le métabolisme des cellules sexualisées germinales et somatiques des nemertiens. — *Ann. endocrinol.*, 1979, vol. 40, p. 81—82.
470. *Salánki J., Baranyi I. B.* Studies on the relationship between periodic activity and neurosecretion in freshwater mussel *Anodonta cygnea* L. — *Ann. Biol. Tihany*, 1965, vol. 32, p. 77—82.
471. *Salánki J., Gubicza A.* Histochemical evidence of direct neuronal pathways in *Anodonta cygnea*. — *Acta biol. Acad. sci. hung.*, 1969, vol. 20, p. 219—234.
472. *Salánki J., Zs.-Nagy I., Vas E. H.* Change of the Nissl-substance in connection with the periodic activity in the central nervous system of freshwater mussel *Anodonta cygnea* L. — *Ann. Biol. Tihany*, 1965, vol. 32, p. 111—116.
473. *Salot A., Barbier M.* Sur l'isolement de la progestérone et de quelques céstéroïdes de la partie femelle des gonades de la Coquille Saint-Jacques *Pecten maximus*. — *Biochimie*, 1971, vol. 53, p. 265—266.
474. *Saleuddin A. S. M., Dillaman R. M.* Direct innervation of the mantle edge gland by neurosecretory axons in *Helisoma duryi* (Mollusca: Pulmonata). — *Cell and Tissue Res.*, 1976, vol. 171, p. 397—401.
475. *Sanchis C. A., Zambrano D.* The structure of the central nervous system of a pulmonate mollusc (*Cryptomphallus aspersa*). 1. Ultrastructure of the connective epineural sheath. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1969, Bd. 94, S. 62—71.
476. *Sanchis C. A., Zambrano D.* The occurrence of bipolar neurons in the abdominal mass ganglia of a pulmonate mollusc (*Cryptomphallus aspersa*). — *Experientia*, 1969, vol. 25, p. 385—386.
477. *Sastry A. N.* The relationships among food and gonadal development of the Bay scallop *Acquipten irradians* Lmk. — *Physiol. Zool.*, 1968, vol. 41, p. 44—53.
478. *Satir P.* How cilia move. — *Sci. Amer.*, 1974, vol. 231, p. 45—63.
479. *Sato Y., Nakayama T.* Studies on the structure of the arterial wall. — *Nichon Univ. J. Med.*, 1963, vol. 5, p. 327—353.
480. *Sattelle D. B.* Cholinergic synaptic transmission in invertebrate central nervous system. — *Biochem. Soc. Trans.*, 1977, vol. 5, p. 849—852.
481. *Scharrer B.* Neurosecretion. 2. The effects of nerve section on the inter-cerebralis-cardiacumallatum system of the insect *Leucophaea maderae*. — *Biol. Bull.*, 1952, vol. 102, p. 261—272.
482. *Schleicher A., Zilles K., Wingert F.* et al. Bestimmung der Anzahl der Zellen mit mehr als einem Nucleolus im histologischen Schnittpräparat. — *Microsc. acta*, 1975, Bd. 77, S. 316—330.
483. *Schmekel L., Wechsler W.* Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Cerebro-Pleural-Ganglien von Nudibranchiern. 1. Die Nervenzellen. — *Ztschr. Zellforsch.*, 1968, Bd. 89, S. 112—132.
484. *Schooneveld H.* Ultrastructure of the neurosecretory system of the Colorado potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* say. 1. Characterisation of the protocerebral neurosecretory cells. — *Cell and Tissue Res.*, 1974, vol. 154, p. 275—288.
485. *Selwood L.* Interrelationships between developing oocytes and ovarian tissues in the chiton *Sypharochiton septentriones* (Ashby) (Mollusca, Polyplacophora). — *J. Morphol.*, 1968, vol. 125, p. 71—104.
486. *Shin C., Eiduson S.* Multiple forms of monoamine oxydase in developing brain. — *J. Neurochem.*, 1971, vol. 18, p. 1221—1227.
487. *Sigerfoos C. P.* Natural history, organization and late development of the Teredinidae. — *Bull. Bur. Fish.*, 1908, Bd. 27, S. 191—231.
488. *Simpson L., Bern H. A., Nishio-ka R. S.* Survey of evidence for neurosecretion in gastropod molluscs. — *Amer. Zool.*, 1966, vol. 6, p. 123—138.
489. *Smith A. D.* Mechanisms involved in the release of noradrenaline from sympathetic nerves. — *Brit. Med. Bull.*, 1973, vol. 29, p. 123—129.

490. *Smith B. J.* The structure of the central nervous system of the slug *Arion ater* L. with notes on the cytoplasmic inclusions of the neurons. — *J. Comp. Neurol.*, 1966, vol. 126, p. 437—451.
491. *Smith D. S.* Innervation of the fibrillar flight muscles of an insect *Tenebrio molitor* (Coleoptera). — *J. Biophys. and Biochem. Cytol.*, 1960, vol. 8, p. 447—466.
492. *Smith D. S., Cupth B. L., Smith U.* The organization and myofilament array of insect visceral muscles. — *J. Cell Sci.*, 1966, vol. 1, p. 49—57.
493. *Splittstösser P.* Zur Morphologie des Nervensystems von *Anodonta cellensis* Schröt. — *Ztschr. Wiss. Zool.*, 1913, Bd 104, S. 338—470.
494. *Stauffacher H.* Eibildung und Furchung bei *Cyclas cornea* L. — *Naturwissenschaften*, 1894, Bd. 28, S. 196—225.
495. *Stefano G. B., Aiello E.* Histofluorescent localization of serotonin and dopamine in the nervous system and gill of *Mytilus edulis* (Bivalvia). — *Biol. Bull.*, 1975, vol. 148, p. 141—156.
496. *Stefano G. B., Catapane E. J.* Seasonal monoamine changes in the central nervous system of *Mytilus edulis* (Bivalvia). — *Experientia*, 1977, vol. 33, p. 1341—1342.
497. *Stempell W.* Über das sogenannte sympathische Nervensystem der Muscheln. — *Festschr. Med. Naturwiss. Gesel. Münster*, 1912, Bd. 84, S. 222—233.
498. *Stickney A. P.* Histology of reproductive system of the soft-shell clam (*Mya arenaria*). — *Biol. Bull.*, 1963, vol. 125, p. 344—351.
499. *Stoeknerius W., Engelmann D. M.* Current models for the structure of biological membranes. — *J. Cell Biol.*, 1969, vol. 42, p. 613—648.
500. *Storch U., Moritz K.* Zur Feinstruktur des Sinnesorgans von *Lineus ruber* (Nemertini). — *Ztschr. Zellforsch.*, 1971, Bd. 117, S. 212—225.
501. *Subirana J. A., Cozcolluela C., Palau J.* Protamines and other basic proteins from spermatozoa of molluscs. — *Biochem. et biophys. acta*, 1973, vol. 317, p. 364—379.
502. *Swindale N. V., Benjamin P. R.* The anatomy of neurosecretory neurones in the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.). — *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, 1976, vol. 274, p. 169—202.
503. *Takahashi K., Mori K.* Seasonal variations in the metabolism of lipids and glycogen in the scallop *Patinopecten yessoensis* (Jay). 2. Histochemical studies. — *Tohoku J. Agr. Res.*, 1971, vol. 22, p. 134—145.
504. *Takahashi N., Yamamoto K.* Histological studies on the reproductive cycle of the surf clam *Spisula sachalinensis*. 2. Seasonal changes in the ovary. — *Bull. Jar. Soc. Sci. Fish.*, 1970, vol. 36, p. 345—352.
505. *Takashima Y.* Electron microscopic observations on the nurse cells in sea urchin ovary. — *Med. J. Osaka Univ.*, 1968, vol. 19, p. 113—126.
506. *Takashima Y.* Electron microscopic observations on the oogenesis in sea urchin. — *Jap. J. Develop. Biol.*, 1970, vol. 24, p. 13—15.
507. *Tandon R. S., Joshi B. D.* Seasonal variations in blood glucose and serum calcium levels of fresh water fishes. — *Ztschr. Tierphysiol., Tierernähr. und Futtermittelk.*, 1974, Bd. 33, S. 108—112.
508. *Tardent P.* Sex and sex determination in Coelenterates. — In: *Intersexuality Animal. Kingdom. B. etc.*, 1975, p. 1—13.
509. *Taxi J., Gautron J.* Données cytochimiques en faveur de l'existence de fibre nerveuses serotoninergiques dans le cœur de l'Aplysie, *Aplysia californica*. — *J. Microsc.*, 1969, vol. 8, p. 627—636.
510. *Taxi J.* Dynamics of transmissional ultrastructures in sympathetic neurones of the rat. — *J. Neurol. Transmiss.*, 1974, vol. 35, suppl. 11, p. 103—122.
511. *Thoenen H.* Surgical immunological and chemical sympathectomy. Their application in the investigation of the physiology and pharmacology of the sympathetic nervous system. — *Handb. Exp. Pharmacol.*, 1972, Bd. 33, S. 813—844.
512. *Thoenen H., Tranzer J. P.* The pharmacology of 6-hydroxydopamine. — *Annu. Rev. Pharmacol.*, 1973, vol. 13, p. 169—180.
513. *Thomson R. J.* Blood chemistry, biochemical composition and the annual reproductive cycle in the giant scallop *Placopecten malleolanicus* from Southeast Newfoundland. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1977, vol. 34, p. 2104—2116.
514. *Tombes A. S.* An introduction to invertebrate endocrinology. N. Y.; L.: Acad. press, 1970. 216 p.
515. *Tomlinson D. K.* Two populations of granular vesicles in constricted postganglionic sympathetic nerves. —

- J. Physiol., 1975, vol. 245, p. 727—735.
516. *Toshio N., Gordon W., Gracham G.* Insect visceral muscle: fine structure of the proctodeal muscle fibres. — J. Insect Physiol., 1974, vol. 20, p. 1999—2013.
517. *Tranter D. J.* Reproduction in Australian pearl oyster (Lamellibranchia). 2. *Pinctada albina* (Lamarck): Gametogenesis. — Austral. J. Mar. and Freshwater Res., 1958, vol. 9, p. 144—158.
518. *Tranzer J. P., Thoenen H.* Various types of amine — storing vesicles in peripheral adrenergic nerve terminals. — *Experientia*, 1968, vol. 24, p. 484—486.
519. *Tsukahara J.* Electron microscopic studies on the behavior of glycogen particles during oogenesis in the sea urchin. — *Develop. Growth and Differ.*, 1971, vol. 13, p. 367—378.
520. *Tsukahara J., Sugiyama M.* Ultrastructural changes in the surface of the oocyte during oogenesis of the sea urchin, *Hemicentrotus pulcherrimus*. — *Embryologia*, 1969, vol. 10, p. 343—355.
521. *Tsuneki K.* Histochemical study of the neurosecretion in the mussel, *Mytilus edulis*. — J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, 1974, Sec. 4, vol. 13, p. 159—173.
522. *Ude J.* Untersuchungen zur neurosekretion dei Dendrocoelum lacteum Oerst (Plathelminthes, Turbellaria). — *Ztschr. Wiss. Zool.*, 1964, Bd. 170, S. 233—255.
523. *Ullmann S. L.* Oogenesis in *Tenebrio molitor*: histological and autoradiographical observations on pupal and adult ovaries. — J. Embryol. and Exp. Morphol., 1973, vol. 30, p. 179—217.
524. *Umiji S.* Neurosecreção em *Mytilus perna* (molusco-lamelibrânquio). — Bol. Fac. filos., ciênc. e letras Univ. Sao Paulo. Zool. e biol. marinha, 1969, p. 181—254.
525. *Varanka I.* Afferents of the anterior adductor muscle in the fresh water pelecypod *Anodonta cygnea* L. — *Acta physiol. Acad. sci. hung.*, 1978, vol. 51, p. 371—383.
526. *Vicente N.* Etude histologique et histochemique du système nerveux central, des rhinophores et de la gonade chez les gastéropodes opisthobranches. — *Téthys*, 1969, vol. 1, p. 833—873.
527. *Vicente N.* Structures nerveuses d'*Aplysia* observées au microscope électronique à balayage. — *Ibid.*, 1973, vol. 5, p. 201—208.
528. *Vicente N., Gasquest M.* Etude du système nerveux et de la neurosecretion chez quelques mollusques polyplacophores. — *Ibid.*, 1970, vol. 2, p. 515—545.
529. *Vliieger, de T. A., Swigchem H. V.* Electrophysiology of neurosecretory cells in the gastropod mollusc *Lymnaea stagnalis* (L.). — В кн.: Материалы VII Междунар. симп. по нейросекреции «Эволюц. аспекты нейроэндокринологии». Л., 1976, с. 169.
530. *Wabnitz R. W., Wachtendonk D.* Evidence for serotonin (5-hydroxytryptamine) as transmitter in the penis retractor muscle of *Helix pomatia* L. — *Experientia*, 1976, vol. 32, p. 707—709.
531. *Wachtendonk D.* Ueber das Vorkommen von Acetylcholinesterase (E. C. 3.1.1.7.) in der Hämolymphe der Miesmuschel *Mytilus edulis*. — *Ztschr. Naturforsch.*, 1976, Bd. 31c, S. 333—334.
532. *Wakui T., Obara A.* On the seasonal change of the gonads scallop, *Patinopecten yessoensis* (Jay) in lake Saroma, Hokkaido. — *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.*, 1967, vol. 32, p. 118—121.
533. *Weinstock M., Leblond C. P.* Synthesis, migration and release of precursor collagen by odontoblasts as visualized by radioautography after H^3 -proline administration. — *J. Cell Biol.*, 1974, vol. 60, p. 92—127.
534. *Weinstock M., Young R. W.* Sulfate S^{35} uptake by the Golgy apparatus of odontoblasts and the migration of label to the mineralization front of dentin. — *Ibid.*, 1972, vol. 55, p. 276—281.
535. *Weiss L.* The mammalian tissue cell surface. — *Biochem. Soc. Symp.*, 1963, vol. 22, p. 32—54.
536. *Wells M. J., Wells J.* Pituitary analogue in the octopus. — *Nature*, 1969, vol. 222, p. 293—294.
537. *Welsh J. H.* Catecholamines in the invertebrates. — *Handb. Exp. Pharmacol.*, 1972, Bd. 33, S. 79—109.
538. *Wendelaar Bonga S. E.* Ultrastructure and histochemistry of neurosecretory cells and neurohaemal areas in the pond snail *Lymnaea stagnalis* (L.). — *Ztschr. Zellforsch.*, 1970, Bd. 108, S. 190—224.
539. *Westfall J. A.* Ultrastructure of synapses in a primitive coelentera-

- tes. — J. Ultrastruct. Res., 1970, vol. 32, p. 237—248.
540. Westfall J. A. Ultrastructural evidence for a granule-containing sensory motor interneuron in *Hydra littoralis*. — Ibid., 1973, vol. 42, p. 262—282.
541. Westfall J. A., Yamataka S., Enos P. D. Ultrastructural evidence of polarized synapses in the nerve net of *Hydra*. — J. Cell Biol., 1971, vol. 51, p. 318—323.
542. White D., Marsden J. R. Microspectrofluorimetric measurements on cells containing biogenic amines in the cerebral ganglion of the polychaete *Nereis virens* (Sars.). — Biol. Bull., 1978, vol. 155, p. 395—409.
543. Whittaker V. P. The application of subcellular fractionation techniques to the study of brain function. — Progr. Biophys., 1965, vol. 15, p. 39—96.
544. Whittaker V. P. Origin and function of synaptic vesicles. — Ann. N. Y. Acad. Sci., 1971, vol. 183, p. 21—32.
545. Willigen C. A. Onderzoekingen over de bouw van het zenuwstelsel der Lamellibranchiata: Thesis. Jena, 1920, S. 1—96.
546. Willows A. O. D. Giant nerve cells in the ganglion of nudibranch molluscs. — Comp. Biochem. and Physiol., 1965, vol. 14, p. 707.
547. Willows A. O. D. Giant brain cells in molluscs. — Sci. Amer., 1971, vol. 224, p. 69—75.
548. Willson W. S., Shults R. A., Cooper I. K. The isolation of cholinergic synaptic vesicles from bovine superior cervical ganglion and estimation of their acetylcholine content. — J. Neurochem., 1973, vol. 20, p. 659—667.
549. Wilson B. R., Hodgkin F. P. A comparative account of reproductive cycles of fine marine mussels (Mollusca: Bivalvia; Mytilidae) in the vicinity of Freemantle, Western Australia. — Austral. J. Mar. and Freshwater Res., 1967, vol. 18, p. 175—203.
550. Wolf D. E., Potter L. T., Richardson K. C. Localizing tritiated norepinephrine in sympathetic axons by electron microscopic autoradiography. — Science, 1962, vol. 138, p. 440—442.
551. Yahata T. Fine structure of ganglion cells in the central nervous system of neptune whelk (*Neptunea arthritica*). — Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 1972, vol. 23, p. 144—149.
552. Yahata T., Tahakashi H. Demonstration of possible neurosecretory cells in the nervous system on neptune whelk, *Neptunea arthritica*. — Ibid., 1972, vol. 23, p. 135—143.
553. Yamamoto G. Gametogenesis and the breeding season of the Japanese common scallop, *Pecten yessoensis* (Jay). — Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1943, vol. 12, p. 21—26.
554. York B., Twarog B. M. Evidence for release of serotonin by relaxing nerves in molluscan muscle. — Comp. Biochem. and Physiol., 1973, vol. A44, p. 423—430.
555. Zs.-Nagy I. Electron-microscopic observations on the cerebral ganglion of the fresh water mussel (*Anodonta cygnea* L.). — Ann. Biol. Tihany, 1964, vol. 31, p. 147—152.
556. Zs.-Nagy I. Fluorescent-microscopic examination with pseudo-isocyanine on the neurosecretory activities of the fresh water mussel *Anodonta cygnea* L. — Ibid., 1965, vol. 32, p. 123—127.
557. Zs.-Nagy I. New data on the anatomy of the visceral ganglion of fresh water mussel. — Ibid., 1966, vol. 33, p. 103—110.
558. Zs.-Nagy I. Histochemical and electron-microscopical studies on the cytosomes of the nerve cells in *Anodonta cygnea* L. — Ibid., 1967, vol. 34, p. 25—39.
559. Zs.-Nagy I. Histochemical demonstration of biogenic monoamines in the central nervous system of the lamellibranch mollusc *Anodonta cygnea* L. — Acta biol. Acad. sci. hung., 1967, vol. 18, p. 1—8.
560. Zs.-Nagy I. Fine structural analysis of the neurons of *Anodonta cygnea* L. (Pelecypoda). — Ann. Biol. Tihany, 1968, vol. 35, p. 35—59.
561. Zs.-Nagy I. Cytosomes (yellow pigment granules) of molluscs as cell organelles of anoxic energy production. — Intern. Rev. Cytol., 1977, vol. 49, p. 331—377.
562. Zs.-Nagy I., Sakharov D. A. Axosomatic synapses in procerbrum of Gastropoda. — Experientia, 1969, vol. 25, p. 258—259.
563. Zs.-Nagy I., Salánki J. Histochemical investigations of cholinesterase in different molluscs with reference to functional conditions. — Nature, 1965, vol. 206, p. 842—843.

Traduction française

- 1-AIZENCHTADT T.B. Croissance des ovocytes et vitellogénèse.- Dans "Problèmes actuels de l'ovogénèse". Moscou : Sciences, 1977, 5-50.
- 2-AIZENCHTADT T.B., BOUKHVALOVA I.B., NIKOLOVA E.P. Recherches histochimiques sur la croissance de type solitaire des ovocytes.- J. Biol. gén., 1966, 27, 90-98.
- 3-ALIOCHINE B.V. Histophysiologie du système hypothalamo - hypophysaire.- Moscou, Médecine, 1971, 251 p.
- 4-BAZIKALOVA A.I. Quelques données sur la reproduction du pecten.- Nelles du Centre de Pisc. et Oceanogr. NII du Pacifique, 1950, 32, 161-163.
- 5-BAKOUJEV M.M., OULOUMBEKOV Z.G. Histochimie quantitative de la lactodéshydrogénase et des estérases dans les ganglions sensoriels avec une activité fonctionnelle différente.- Arch. Anat. Histol. Embryol., 1973, 64, 77-81.
- 6-BEZROUTCHKO S.M., TIMKINE B.N., ADJIMOLAEV T.A., MEZENTSEV A.N. et VOJENINA M.I. Influence de la stimulation électrique sur le métabolisme nucléaire et les protéines dans le système nerveux du Gastéropode Tritonalia diomédia .- Dans "Mécanismes nerveux de l'apprentissage". Moscou, éd. MGU, 1970, 76-77.
- 7-BEZROUTCHKO S.M., VOJENINA M.I., ADJIMOLAEV T.A. et GAZARIAN K.G. Localisation et cinétique de la synthèse de l'ARN et des protéines dans le système nerveux isolé de Tritonalia diomédia Bergh.- Biophysica, 1970, 16, 1036-1043.
- 8-BEKLEMICHEV V.N. Bases d'anatomie comparée des Invertébrés.- Moscou, Sciences, 1964, T.2, 446 p.
- 9-BERGUER V.I. Régulation osmotique du marsupium de Littorina saxatilis Olivi.- Dans "Mollusques : moyens, méthodes et bilan de leur étude". Léningrad, Sciences, 1971, 39-40.
- 10-BLINKOV S.M., GLEZER I.I. Le cerveau de l'Homme par les chiffres et les tableaux.- Léningrad, 1964, 471 p.

- 11-BOBROVA I.F. Recherches comparées d'ultrastructure sur les muscles de quelques Mollusques marins.- Dans "Exposé des travaux scientifiques du Département de Biologie marine". Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1969, 35-39.
- 12-BOBROVA I.F. Ultrastructure des muscles ambulacraires des pieds d'étoiles de mer.- Dans "Actes IVE coll. nat. sur les Echinodermes, Tbibissi, ed. TGU, 1979, 25-26.
- 13-BODEMER T. Embryologie contemporaine.- Moscou, Monde, 1971, 446 p.
- 14-BOROVYAGUINE V.L., SAKHAROV D.A. Ultrastructure des neurones géants du triton.- Moscou, Sciences, 1968, 32 p.
- 15-BOUZNIKOV G.A. Les petites molécules régulatrices de la croissance embryonnaire.- Moscou, Sciences, 1976, 265 p.
- 16-VARAKSINE A.A. Histophysiologie des ganglions nerveux du pecten de Yeso et de la moule géante d'Extrême-Orient.- Exp. cand. Doct. Sci. biol. Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1974, 35 p.
- 17-VARAKSINE A.A. Structure et histophysiologie du système nerveux central du pecten de Yeso (Mizyhopecten yessoensis) et de la moule géante d'Extrême-Orient (Crenomytilus grayanus).- Dans "Mollusques : systèmes, évolution et rôle dans la nature". Léningrad. Sciences, 1975, 148-149.
- 18-VARAKSINE A.A. Activité neurosécrétoire des cellules nerveuses des ganglions cérébropleuraux de la moule de Gray aux différentes étapes de la gamétogénèse.- Dans "Ecologie expérimentale des Invertébrés marins". Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1976, 39-42.
- 19-VARAKSINE A.A. Cycles de neurosécrétion et régulation de la gamétogénèse chez les Mollusques Bivalves.- Dans "Ecologie expérimentale des Invertébrés marins". Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1976, 43-45.
- 20-VARAKSINE A.A. De la neurosécrétion des Mollusques Bivalves : moule de Gray et pecten de Yeso.- Biol. mar., 1977, 4, 58-65.
- 21-VARAKSINE A.A. Innervation de la paroi de la glande sexuelle du pecten de Yeso, Patinopecten yessoensis Jay.- Dans "Histophysiologie des mécanismes effecteurs et récepteurs du système nerveux des organismes marins". Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1980, 21-26.
- 22-VARAKSINE A.A. Histophysiologie des cellules nourricières de la gonade des oursins Strongylocentrotus nudus et Strongylocentrotus intermedius.- Exp. cand. Doct. Sci. biol. Léningrad, in Cytologie, Acad. Sci. URSS, 1978, 244 p.
- 23-VEPRINTSEV B.N. Sur le rapport entre l'activité électrique des cellules et leur synthèse d'ARN. Rôle de la membrane cellulaire dans la régulation de la biosynthèse de l'ARN dans la cellule.- Exp.

- cand. Doct. Sci. biol. Pouchino/Oka, in T. Biophysique, Acad. Sci. URSS, 1971, 24 p.
- 24-VOCHTCHININA O.M. Histophysiologie des capillaires du cerveau.- Exp. cand. Doct. Sci. med. Vladivostock, in T. Médecine, 1977, 21 p.
- 25-GUILIOV F.D. Sur l'innervation sensorielle de l'intestin d' Anodonta cellensis .- Cah. Acad. Sci. URSS, 1952, 87, 1059-1061.
- 26-GNEZDILOVA S.M. Caractères morphologiques et cytochimiques de l'ovogénèse et des cycles reproducteurs des oursins Strongylocentrotus nudus et Strongylocentrotus intermedius .- Exp. cand. Doct. Sci. biol. Vladivostock, in T. Médecine, 1971, 22 p.
- 27-GNEZDILOVA S.M. Analyse cytochimique de l'ovogénèse de Strongylocentrotus nudus .- Dans "Recherches biologiques et médicales en Extrême-Orient". Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1970, 115-117.
- 28-GOLIKOV A.N., SCARLATO O.A. Les Mollusques du golfe Posset (mer du Japon) et leur écologie.- Dans "Les Mollusques et leur rôle dans les biocénoses et la formation de la faune". Léninegrad, Sciences, 1976, 5-154.
- 29-GOROMOSSOVA S.A. Le glycogène, forme principale des réserves énergétiques de quelques Invertébrés marins.- Cah. Scientif. Ecole Sup. Biol., 1974, 11, 47-51.
- 30-GROUZOVA M.N. Morphologie fonctionnelle des structures nucléaires en relation avec les différents types d'ovogénèse.- Dans "Progrès actuels en Génétique". Moscou, Sciences, 1971, 3, 206-212.
- 31-GROUZOVA M.N. Le noyau dans l'ovogénèse (aspect morphofonctionnel).- Dans "Problèmes actuels de l'ovogénèse". Moscou, Sciences, 1977, 51-98.
- 32-GROUZOVA M.N., DZIOUBA S.M. Le type solitaire de l'ovogénèse d'après l'exemple du Mollusque Lamellibranche Mizuhopecten yessoensis .- Cytol., 1973, 15, 283-290.
- 33-DANILOVA L.V. Mécanismes ultrastructuraux du transport nucléo-plasmique des substances au cours de la spermatogénèse.- Nelles. Acad. Sci. URSS, Sér. Biol., 1976, 2, 281-291.
- 34-DANILOVA L.V. Activité de la membrane nucléaire et formation des paires de chromosomes.- Dans "Actes Symp. nat. sur la structure et la fonction du noyau cellulaire". Alma-Ata, 1977, 41-42.
- 35-DANILOVA L.V. Etude ultrastructurale de la spermatogénèse.- Moscou, Sciences, 1978, 206 p.
- 36-DZIOUBA S.M. La gamétogénèse chez quelques Mollusques Bivalves marins.- Dans "Mollusques : moyens, méthodes et bilan de leur étude". Léninegrad, Sciences, 1971, 51-52.
- 37-DZIOUBA S.M. Histophysiologie de la glande sexuelle du pecten de Yeso à

- différentes saisons.- Dans "Communications scientifiques". Vladivostock, in T. Biologie marine, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1971, 2, 68-71.
- 38-DZIOUBA S.M. Caractères morphologiques et cytochimiques de l'ovogénèse et des cycles reproducteurs du pecten de Yeso et de la moule géante d'Extrême-Orient.- Exp. cand. Doct. Sci. biol. Vladivostock, in T. Medecine, 1972, 24 p.
- 39-DZIOUBA S.M. Caractéristique morphologique des glandes sexuelles de la moule de Gray à différentes saisons.- Dans "Biologie du développement des organismes marins". Apatiti, 1974, 158-164.
- 40-DZIOUBA S.M., GROUZOVA M.N. Changements saisonniers dans la morphologie et dans la synthèse d'ARN dans la gonade femelle du pecten de Yeso.- Biol. mar. 1976, 4, 38-44.
- 41-DOLGO-SABOUROV B.A. L'innervation des veines.- Leningrad, Medguiz, 1958, 307 p.
- 42-DROZDOV A.L. Aspects cytologiques de l'embryologie précoce de la moule de Gray.- Exp. cand. Doct. Sci. biol. Leningrad, in T. Cytologie, Acad. Sci. URSS, 1977, 18 p.
- 43-DIAKONOVA T.L. Recherches sur le métabolisme de l'ARN et les changements dans l'ultrastructure et la cytomorphologie du neurone par induction de potentiels d'activité.- Exp. cand. Doct. Sci. biol. Pouchkino/Oka, in T. Biophysique, Acad. Sci. URSS, 1970, 24 p.
- 44-EVDOKIMOV V.V. Contrôle expérimental de la gamétogénèse chez les oursins.- Exp. cand. Doct. Sci. biol. Vladivostock. Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1974, 22 p.
- 45-EVDOKIMOV V.V., KHOTIMTCHENKO I.S. Régulation des processus de reproduction chez l'oursin Strongylocentrotus nudus.- Dans "Actes IVE Coll. nat. sur les Echinodermes". Tbilissi, ed. TGU, 1979, 76-79.
- 46-JOUKOV E.K. Quelques lois d'évolution de l'excitation.- J. Biol. gen., 1945, 7, 435-454.
- 47-ZAVARZINE A.A. Bases de la cytologie particulière et de l'histologie comparée des animaux pluricellulaires.- Leningrad, Sciences, 1976, 411 p.
- 48-ZENKEVITCH L.A. Biologie marine (URSS). Moscou, ed. Acad. Sci., 1963, 739 p.
- 49-IVANOV A.I. Résultats préliminaires des travaux sur les bases biologiques et économiques de l'élevage de la moule en mer Noire.- Dans "Mollusques : moyens, méthodes et bilan de leur étude". Leningrad, Sciences, 1971, 14-55.
- 50-ITO S. Elevage du pecten japonais sur le littoral de l'île d'Hokkaido en mer d'Okhotsk.- Ed. Nikkon Souissane, Sigen., Trad. du jap. : Moscou, Bur. des trad. de la Chambre de Commerce d'URSS, n°

54589, 1964.

- 51-KARNAUKHOV V.N., BARTON S.S. Etudes microspectrales et ultrastructurales des caroténoïdes des neurones du Mollusque Limnaea stagnalis .- Dans "Biophysique de la cellule vivante". Pouchino/Oka, 1970, 20-25.
- 52-KARNAUKHOV V.N., BARTON S.S. Organisation ultrastructurale des granules caroténoïdes des neurones de Mollusques.- Cytol., 1971, 13, 1088-1093.
- 53-KASSIANOV V.L., KOUKINE A.F., MEDVEDEVA L.A., KHOMOULO N.P. Délais de reproduction des espèces géantes de Mollusques Bivalves dans la mer du Japon.- Dans "Biologie des Mollusques marins et des Echinodermes". Actes symp. Sov. Nipp. Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1974, 66-69.
- 54-KASSIANOV V.L., KOUKINE A.F., MEDVEDEVA L.A., IAKOVLEV I.M. Délais de reproduction et état des gonades pendant la période d'émission des gamètes chez les espèces géantes de Mollusques Bivalves.- Dans "Etudes biologiques dans le golfe Vostock". Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1976, 155-163.
- 55-KASSIANOV V.L., MEDVEDEVA L.A., IAKOVLEV S.M., IAKOVLEV I.M. Reproduction des Mollusques Bivalves et des Echinodermes.- Moscou, Sciences, 1980, 208 p.
- 56-KAUFMAN Z.S. Relation entre la gamétogénèse des Invertébrés marins du plateau continental et la température de l'eau.- J. Biol. gen., 1976, 37, 912-916.
- 57-KAUFMAN Z.S. Lois écologiques de l'émission des gamètes chez les espèces géantes d'Invertébrés de la mer Blanche.- Zool. J., 1976, 55, 5-16.
- 58-KAUFMAN Z.S. Sur les propriétés particulières des cycles de reproduction des Invertébrés marins de la mer Blanche.- Léninegrad, Sciences, 1977, 265 p.
- 59-KITISOUINA L.A. Influence du régime des températures d'un bassin de refroidissement d'une centrale thermoélectrique sur l'intensité du métabolisme et la taille du Mollusque Valvata piscinalis .- Dans "Mollusques : moyens, méthodes et bilan de leur étude". Léninegrad, Sciences, 1971, 99-101.
- 60-KOMISSARTCHIK I.I., LEVINE S.V., SVIRIDOV B.E. Sur l'organisation submicroscopique et le transport de l'excitation dans les connectifs cérébroviscéraux d' Unio crassus .- Dans "Microscopie électronique des cellules animales". Moscou, Léninegrad, Sciences, 1966, 119-129.
- 61-KOSSENKO L.A. Spermatogénèse de la moule géante d'Extrême-Orient et du pecten de Yeso.- Dans "Mollusques : leurs systèmes, leur évolution et leur rôle dans la nature". Léninegrad, Sciences, 1975, 151-152.
- 62-KOSSENKO L.A. Etudes autoradiographiques sur les cellules

- reproductrices du pecten de Yeso mâle.- Biol. mar., 1979, 3, 44-49.
- 63-KOSSENKO L.A. Inclusions membranaires dans les noyaux des spermatogonies et des spermatocytes de 1er ordre du pecten de Yeso.- Dans "Etudes cytologiques sur les organismes marins". Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1979, 49-51.
- 64-KOSTETSKI E.I., KOUCHNEROVA N.F., ROUDNIKOVA L.T. Composition lipidique de la gonade de l'oursin femelle Strongylocentrotus nudus au cours des différentes étapes de son développement.- Ontog., 1978, 9, 495-500.
- 65-KOUKINE A.F. Cycle de reproduction du pecten de Swift.- Dans "Etudes biologiques dans le golfe Vostock" Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1976, 122-130.
- 66-KOULAKOVSKI E.E. Influence de la dessalure sur le système neurosécréteur de Mytilus edulis.- Dans "Etudes de la faune marine". Léningrad, ed. ZIN, Acad. Sci. URSS, 1976, 17 (25), 160-166.
- 67-KOUSSAKINE O.G. Phénomène de neurosécrétion chez les Invertébrés aquatiques.- Dans "Les éléments de la neurosécrétion et leur importance dans l'organisme". Moscou, Léningrad, Sciences, 1964, 123-140.
- 68-LAVRENTEV B.I. Morphologie de l'innervation antagoniste du système nerveux.- Dans "Morphologie du système nerveux autonome". Moscou, Médecine, 1946, 13-15.
- 69-LEVANIDOV I.P., ZAKHAROVA V.P. Composition chimique des mollusques d'élevage et des oursins de la région de Sakhaline.- Nelles du Centre de Pisc. et Océanogr. NII du Pacifique, 1968, 65, 221-230.
- 70-LEONTIOUK L.A. Morphologie fonctionnelle du système nerveux des embryons au cours de l'ontogénèse. Minsk, Sciences et Techn. 1977, 158 p.
- 71-LOUKANINE V.V. Variations du métabolisme et gamme d'activité chez les moules de la mer Blanche, adaptées à différentes salinités.- Dans "Mollusques : moyens, méthodes et bilan de leur étude". Léningrad, Sciences, 1971, 5, 36-37.
- 72-LOUKOMSKAIA N.I., GUER B.A., MIKHELSSON M.I. Cholinorécepteurs de deux Mollusques Bivalves, Mytilus grayanus et Anadara broughtoni.- Dans "Actes du VIème Congr. sur l'Evolution et la Physiologie, pour le 90ème anniv. de l'Acad. L.A. Orbeli". Léningrad, Sciences, 1972, 136-137.
- 73-LOUKOMSKI P.E. Utilisation dans l'artériosclérose coronaire de méthionine, pyridoxine et acides gras insaturés.- Med. act., 1959, 3, 14-21.
- 74-MAIOROVA V.F., TROITSKAIA L.P. Synapses axosomatiques dans les

- ganglions pédieux du Gastéropode Lymnea stagnalis.- Cah. Acad. Sci. URSS, 1972, 204, 1471-1472.
- 75-MALAKHOV I.F. Etude de l'acetylcholine estérase dans les muscles striés des animaux et de l'homme.- Dans "Trav. scientif. du VNOAGE d'Arkangelsk". Arkangelsk, 1970, 117-121.
- 76-MANASSOVA P.A. Etude de la composition en acides gras et lipides du trévang d'Extrême-Orient (Stylochopus japonicus) par chromatographie gazeuse.- J. ukr. Bioch., 1970, 6, 761-765.
- 77-MANASSOVA P.A., ROUDNIKOVA L.T., AKSENOVA M.I., CHICHEPINE V.A. Composition en acides gras des lipides de quelques Invertébrés des mers d'Extrême-Orient en élevage.- Dans "Actes du VI^{me} congr. scientif. pour le 50^{me} anniv. de la libération de l'Extrême - Orient des Interventionnistes et Contre - révolutionnaires". Khabarovsk, 1972, 55-57.
- 78-MARKOVSKAIA E.B. Pour une biologie de la moule du golfe Pierre le Grand.- Nelles du Centre de Pisc. et Oceanogr. NII du Pacifique, 1952, 37, 163-173.
- 79-MARTCHENKO A.A. Données préliminaires sur la morphologie fonctionnelle des cellules neurosécrétrices du ganglion cérébropleural du Mollusque Bivalve Mytilus edulis L. - Dans "Actes des Conf. jeunes chercheurs". Léninegrad, Sciences, 1971, 17-18.
- 80-MARTCHENKO A.A. Phases du cycle de sécrétion des cellules neurosécrétrices de Mytilus edulis L. (Mollusque Lamellibranche).- Dans "Actes I^{ere} Conf. nat. sur la Neuroendocrinologie". Cah. th. Léninegrad, 1974, 97-98.
- 81-MARTCHENKO A.A. Aspects histophysiologiques de la neurosécrétion chez un Mollusque Bivalve, la moule comestible.- Exp. cand. Doct. Sci. biol., Moscou, in T. Evolution, Physiologie et Biochimie, Acad. Sci., URSS, 1978, 22 p.
- 82-MARTCHENKO A.A., POLENOV A.L. De la participation des cellules neurosécrétrices peptidergiques Gomori-positives à l'adaptation à l'hypoxie chez la moule Mytilus edulis L.- Dans "Recherches écophysiologiques expérimentales et sur le terrain". Cah. Th. Frounzé, 1977, 223-224.
- 83-MATVEEVA T.A. Bases de la reproduction des Mollusques Bivalves marins.- Cah. Acad. Sci. URSS, 1953, 93, 923-924.
- 84-MATVEEVA T.A. Biologie du Mollusque Turtonia minuta dans différentes régions de son aire de distribution.- Biol. mar., 1976, 6, 33-39.
- 85-MEDVEDEVA L.A. Cycle de reproduction d'une spicule de Sakhaline.- Dans "Etudes biologiques du golfe Vostock". Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1976, 131-135.
- 86-MECHTCHERSKAIA K.A., MOTAVKINE P.A., KROPOTOV A.V. et KHOTIMICHENKO I.S. A propos des substances biologiques actives, contrôlant l'état du système reproducteur à ses différents niveaux.- Dans

"Actes du 12me Congr. nat. de Physiologie de la Soc. I.P. Pavlov". Léningrad, Sciences, 1975, 2, 163.

- 87-MILEIKOVSKI S.A. Relation entre la reproduction et le frai des Invertébrés marins du plateau continental et la température de l'eau.- Trav. in T. océanologie, Acad. Sci. URSS, Moscou, 1970, 88, 113-148.
- 88-MILOKHINE A.A. Bases morphologiques des réflexes périphériques.- Dans "Questions de Physiologie, Clinique et Morphologie". Kouïbychev, 1958, 331-339.
- 89-MORI K. Action du 17 β -oestradiol sur la maturation sexuelle et le changement de sexe de l'huître japonaise Crassostrea gigas. - Dans "Actes du 14me Congr. scientif. océan Pacifique". Cah. th. Comité F, Sci. mar. Sect. F II, Moscou, 1979, 129-130.
- 90-MOTAVKINE P.A. Au sujet de changements survenus dans les ganglions lombaires et sacrés en relation avec la lésion du nerf sciatique.- Arch. Path., 1959, 1, 34-44.
- 91-MOTAVKINE P.A., VARAKSINE A.A. Histophysiologie du système nerveux central du pecten de Yeso.- Dans "Etudes cytologiques des organismes marins". Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci., URSS, 1973, 34-45.
- 92-MOTAVKINE P.A., VARAKSINE A.A. Types d'axones et synapses du neuropile du ganglion viscéral du pecten de Yeso Patinopecten Yessoensis Jay.- Dans "Histophysiologie des mécanismes effecteurs et récepteurs du système nerveux des organismes marins". Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1980, 27-32.
- 93-MOTAVKINE P.A., VARAKSINE A.A., KOSENKO L.A. Caractère saisonnier de la spermatogénèse chez la moule de Gray.- Dans "Etudes biologiques dans les mers d'Extrême-Orient". Inst. Scientif. Extr.-Orient, Acad. Sci. URSS, 1978, 58-61.
- 94-MOTAVKINE P.A., VLASSOV G.S., LOMAKINE A.V., MOUKHINA G.M. Acetylcholine - transférase des plexus nerveux de l'artère principale du cerveau du chat.- Arch. Anat. Histol. Embryol., 1977, 77, 40-43.
- 95-MOTAVKINE P.A., GNEZDILOVA S.M., DZIOUBA S.M. Activité des oxydoréductases dans les ovocytes des Invertébrés marins.- Dans "Problèmes actuels de la biochimie de la respiration et clinique". Ivanovo, 1972, 1, 337-338.
- 96-MOTAVKINE P.A., EVDOKIMOV V.V., DZIOUBA S.M. Contrôle expérimental de l'ovogénèse chez les oursins.- Cytol., 1976, 18, 22-26.
- 97-MOTAVKINE P.A. EVDOKIMOV V.V. DZIOUBA S.M. Origine des gonocytes et formation de la gonade chez la moule de Gray.- Com. scientif., in T. Biol. mar., 1971, 2, 162-165.
- 98-MOTAVKINE P.A., MECHTCHERSKAIA K.A., VARAKSINE A.A., TROFIMOVA G.A., VEREMEEVA T.B. Action des ganglions neurosécréteurs de la moule

- géante d'extrême-Orient sur les glandes endocrines et l'appareil reproducteur du rat.- Dans "Recueil Trav. Scientif. du CHR et du SAMU de la ville de Vladivostock". Vladivostock, 1975, 210-212.
- 99-MOTAVKINE P.A., OKHOTINE V.E. Histochemie de l'acétylcholine - transférase de la moëlle épinière et des ganglions cérébrospinaux du chat.- Arch. Anat. Histol. Embryol., 1978, 9, 52-55.
- 100-MOTAVKINE P.A., OKHOTINE V.E. Topochimie de l'acétylcholine - transférase dans la moëlle épinière de l'Homme.- Dans "Bases structurales et fonctionnelles de l'organisation du cerveau". Moscou, ed. 7, Recueil. Trav. scientif. Acad. Med. URSS, 1978, 121-124.
- 101-MOTAVKINE P.A., OKHOTINE V.E. Noyaux cholinergiques du pont de Varole chez l'Homme.- Arch. Anat. Histol. Embryol., 1980, 79, 23-28.
- 102-MOTAVKINE P.A., TCHERTOK V.M. Histophysiologie des mécanismes vasculaires de la circulation sanguine cérébrale.- Moscou, Médecine, 1980, 198 p.
- 103-MOTAVKINE P.A., TCHERTOK V.M., BOJKO G.G. Sur les changements des grandes vésicules granulaires des terminaisons nerveuses sympathiques sous l'action de quelques agents pharmacologiques.- Bull. Biol. exp. med., 1977, 12, 700-702.
- 104-NEMETCHEK S. Introduction à la neurobiologie.- Prague, ed. lett. med., 1978, 413 p.
- 105-NIZOVSKAIA L.V. Morphologie et variations saisonnières des gonades du trévang.- Dans "Recherches biologiques et médicales en Extrême - Orient". Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci., URSS, 1971, 149-153.
- 106-NISTRATOVA S.N. Variations de la sensibilité du cœur des Mollusques marins à l'acétylcholine pendant l'émission des gamètes.- J. Evol. Bioch. Physiol., 1979, 15, 508-512.
- 107-NISTRATOVA S.N., DANILOVA V.N., NIKOLSKAIA I.S. Variations saisonnières de la sensibilité à l'acétylcholine du muscle cardiaque des Mollusques Anodonta piscinalis et Anodonta complanata.- J. Evol. Bioch. Physiol., 1978, 14, 358-364.
- 108-NISTRATOVA S.N., TOURPAEV T.M. Mécanisme de l'inactivation des cholinorécepteurs du cœur de l'anodonte sous l'action de l'acétylcholine.- J. Evol. Bioch. Physiol., 1965, 1, 158-165.
- 109-NOVIKOVA G.P. Cycles de reproduction des étoiles de mer Astérias amurensis et Patiria pectinifera du golfe Pierre le Grand dans la mer du Japon.- Biol. mar., 1978, 6, 33-40.
- 110-ORBELI L.A. Problèmes essentiels et méthode de physiologie évolutive.- Dans "Evolution des fonctions du système nerveux". Léninegrad, Medguiz, 1958, 7-17.

- 111-ORLOV R.C., IZAKOV V.L., KETKINE A.G. Mécanismes de régulation des cellules musculaires lisses et des cellules du myocarde.- Léninegrad, Sciences, 1971, 136 p.
- 112-PETERS A., PALEI S., WEBSTER G. Ultrastructure du système nerveux.- Moscou, Monde, 1972, 175 p.
- 113-POLENOV A.L. Neurosécrétion hypothalamique.- Léninegrad, Sciences, 1971, 159 p.
- 114-POPOV I.F. Organisation ultrastructurale du connectif cérébroviscéral de l'anodonte.- Cytol., 1969, 11, 1379-1386.
- 115-PROSSER L. Les fonctions respiratoires du sang.- Dans "Physiologie animale comparée". Moscou, Monde, 1977, T.3, 346-410.
- 116-PROSSER L., BROWN F. Physiologie animale comparée.- Moscou, Monde, 1967, 766 p.
- 117-RAVEN K. Ovogénèse.- Moscou, Monde, 1964, 306 p.
- 118-SADOUIKHOVA I.A. Les ressources de l'exploitation des Mollusques du fond de l'océan mondial.- Moscou, Sciences, 1979, 192-195.
- 119-SADOUIKHOVA I.A., TEIS R.V., NAIDINE D.P. Détermination des températures saisonnières pour la croissance de la coquille des Bivalves, selon la composition en isotopes des carbonates du squelette.- Dans "Mollusques : moyens, méthodes et bilan de leur étude". Léninegrad, Sciences, 1971, 33-34.
- 120-SAKHAROV D.A. Généalogie des neurones.- Moscou, Sciences, 1974, 183 p.
- 121-SVECHNIKOV V.A. Structure du cycle vital de la moule d'Extrême Orient, Crenomytilus grayanus Dunker.- Cah. Acad. Sci., URSS, 1977, 236, 1028-1031.
- 122-SVECHNIKOV V.A., KOUTICHTCHEV A.A. Structure des bancs de la moule d'Extrême Orient, Crenomytilus grayanus Dunker.- Cah. Acad. Sci. URSS, 1976, 229, 773-776.
- 123-SVECHNIKOV V.A., KOUTICHTCHEV A.A., KOUZNETZOVA N.N., ZAMOUICHLIAK E.A. Caractère de l'émission des gamètes de la moule d'Extrême Orient, Crenomytilus grayanus, en automne dans le golfe de Pierre le Grand.- Cah. Acad. Sci. URSS, 1976, 230, 240-243.
- 124-SEPP E.K. Histoire du développement du système nerveux de Vertébrés.- Moscou, Medguiz, 1959, 210 p.
- 125-SERGUIEVSKI M.V. Réflexes périphériques.- Dans "Cahier Th. sur les problèmes des relations interneuronales". Léninegrad, in T. Cerveau, Acad. Med. URSS, 1955, 6.
- 126-SKADOVSKAIA P.S. La construction du système nerveux central des anodontes.- Arch. Anat. Hist. Embryol., 1937, 16, 469-476.
- 127-SOKOLOV V.A. Les relations viscéropédieuses dans le système nerveux d'

- Unio pictorum .- Dans "Neurophysiologie évolutive et neurochimie". Leningrad, Sciences, 1967, 26-30.
- 128-TVAROG B.M., MOUNEOKA I., LEDJER M. La sérotonine et la dopamine, médiateurs de la moule.- Dans "Physiologie comparée des récepteurs synaptiques". Leningrad, Sciences, 1977, 151-159.
- 129-OULOUMBEKOV Z.G., BAKOUEV M.M. Histochimie fonctionnelle de la cholinestérase des ganglions intervertébraux.- Dans "Rôle physiologique des médiateurs". Kazan, Med. hosp., in T. 1972, 233-234.
- 130-OULOUMBEKOV Z.G., TCHELOUCHEV I.A. Histophysiologie des mécanorécepteurs tissulaires. Dans "Propriétés systémiques des organisations tissulaires". Moscou, in T. Physiologie normale, Acad. Med. URSS (P.K. Anokhine), 1977, 224-225.
- 131-KHLEBOVITCH V.V. Les Mollusques, matériel de recherche dans l'étude des problèmes d'euryhalinité.- Dans "Mollusques : moyens, méthodes et bilan de leur étude". Leningrad, Sciences, 1971, 17-18.
- 132-KHLOPINE N.G. Développement de l'appareil circulatoire et phylogénèse.- Arch. Anat. Histo. Embryol., 1961, 41, 3-20.
- 133-KHOTIMTCHENKO I.S. Etude autoradiographique de l'action des catécholamines sur la synthèse de l'ARN et des protéines dans les ovocytes en croissance de l'oursin.- Cytol., 1979, 21, 972-975.
- 134-KHOTIMTCHENKO I.S. Contrôle de la gamétogénèse chez les oursins.- Dans "Histophysiologie des mécanismes effecteurs et récepteurs du système nerveux des organismes marins". Vladivostock, Inst. Scientif. Extr. Orient, Acad. Sci. URSS, 1980, 7-20.
- 135-KHROUCHTCHOV N.G. Cytochimie physiologique du tissu conjonctif lâche.- Moscou, Sciences, 1969, 239 p.
- 136-KHROUCHTCHOV N.G. Histogénèse du tissu conjonctif.- Moscou, Sciences, 1976, 117 p.
- 137-TSBILENEVA V.A. Sur les neurones sensoriels du système nerveux central de l'écrevisse. - Arch. Anat. Hist. Embryol., 1970, 59, 100-103.
- 138-SCHARRER B. Nouveau schéma de l'évolution de la cellule neurosécrétoire.- J. Biol. gen. 1977, 38, 849-854.
- 139-CHTCHEPINE V.A. Influence de lipides actifs et de quelques vitamines d'Invertébrés marins sur la lipémie expérimentale.- Exp. cand. Doct. Sci. méd. Leningrad, in T. Sciences sanitaires et hygiène, 1976, 24 p.
- 140-CHTCHEPINE I.B. Acides aminés libres de la gonade de l'Oursin Strongylocentrotus nudus aux principaux stades du cycle de reproduction.- Dans "Actes IVe coll. nat. sur les Echinodermes, Tbilissi, ed. TGU, 1979, 205-207.

141-IAKOVLEV I.M. Cycle de reproduction de l'huître géante en mer du Japon.- Biol. mar., 1978, 3, 85-88.

142-TORSKA I.V., BILOKERINITSKI V.C., BOURTCHINSKA L.F. Particularités des neurones du système nerveux central du Mollusque Planorbis corneus .- J. Physiol., 1968, 14, 457-471.

INDEX DES NOMS D'AUTEURS

I - Auteurs russes : transcription française

- Adjimolaev T.A. Litt. 6, 7.
Aizenchtadt T.B. Litt. 1, 2.
Akssenova M.I. Litt. 77.
Aliochine B.V. Litt. 3.
- Bakouev M.M. Litt. 5, 129.
Bazikalova A.I. Litt. 4.
Beklemichev V.N. Litt. 8.
Belokrinitski V.C. Litt. 142.
Berguer V.I. Litt. 9.
Bezroutchko S.M. Litt. 6, 7.
Blinkov S.M. Litt. 10.
Bobrova I.F. Litt. 11, 12.
Bodemer T. Litt. 13.
Bocharova L.S. Litt. 182.
Bojko G.G. Litt. 103.
Boroviaguine V.L. Litt. 14.
Boukhvalova I.B. Litt. 2.
Bourtchinskaïa L.F. Litt. 142.
Bouznikov G.A. Litt. 15.
Brown F. Litt. 116.
- Chtchepine I.V. Litt. 140.
Chtchepine V.A. Litt. 77, 139.
- Danilova L.V. Litt. 33-35.
Danilova V.N. Litt. 107.
Diakonova T.L. Litt. 43.
Dolgo-Sabourov B.A. Litt. 41.
Drozdov A.L. Litt. 42.
Dziouba S.M. Litt. 32, 36-40, 95-97.
- Evdokimov V.V. Litt. 44, 45, 96, 97.
- Gazarian K.G. Litt. 7.
Glezer I.I. Litt. 10.
Gnezdilova S.M. Litt. 26, 27, 95.
Golikov A.N. Litt. 28.
Goromossova S.A. Litt. 29.
Guenis K.B. Litt. 17, 142.
Guer B.A. Litt. 72.
Guilliov F.D. Litt. 25.
Grouzova M.N. Litt. 30-32, 40.

Iakovlev I.M. Litt. 54, 55, 141.
 Iakovlev S.N. Litt. 55.
 Isakov V.L. Litt. 111.
 Ito S. Litt. 50.
 Ivanov A.I. Litt. 49.

 Joukov E.K. Litt. 46.

 Karnaukhov V.N. Litt. 51, 52.
 Kassianov V.L. Litt. 53-55.
 Kaufman Z.S. Litt. 56-58.
 Ketkine A.G. Litt. 111.
 Kititsouina L.A. Litt. 59.
 Khlebovitch V.V. Litt. 131.
 Khlopine N.G. Litt. 132.
 Khomoulo N.P. Litt. 53.
 Khotimtchenko I.S. Litt. 45, 86, 133, 134.
 Khrouchtchov N.G. Litt. 135, 136.
 Komissartchik I.I. Litt. 60.
 Kossenko L.A. Litt. 61-63, 93.
 Kostetski E.I. Litt. 64.
 Kouchnerova N.F. Litt. 64.
 Koukine A.F. Litt. 53, 54, 65.
 Koulakovski E.E. Litt. 66.
 Koussakine O.G. Litt. 67.
 Koutichtchev A.A. Litt. 122, 123.
 Kouznetsova N.N. Litt. 123.
 Kropotov A.L. Litt. 86.

 Lavrentev B.I. Litt. 68.
 Ledjer M. Litt. 128.
 Leontiouk L.A. Litt. 70.
 Levanidov I.P. Litt. 69.
 Levine S.V. Litt. 60.
 Lomakine A.V. Litt. 94.
 Loukanine V.V. Litt. 71.
 Loukomskaja N.I. Litt. 72.
 Loukomski P.E. Litt. 73.

 Maiorova V.F. Litt. 74.
 Malakhov I.F. Litt. 75.
 Manassova P.A. Litt. 76, 77.
 Markovskaia E.B. Litt. 77, 78.
 Martchenko A.A. Litt. 79-82.
 Matveeva T.A. Litt. 83, 84.
 Mechtcherskaia K.A. Litt. 86, 98.
 Medvedeva L.A. Litt. 53-55, 85.
 Mezentsev A.N. Litt. 6.
 Mikhelsson M.I. Litt. 72.
 Mileikovski S.A. Litt. 87.
 Milokhine A.A. Litt. 88.
 Moisseva R.K. Litt. 86.
 Mori K. Litt. 89.
 Motavkine P.A. Litt. 86, 90-103.
 Moukhina G.M. Litt. 94.
 Mouneoka I. Litt. 128.

Naïdine D.N. Litt. 119.
Nemetchek S. Litt. 104.
Nikolova E.R. Litt. 2.
Nikolskaïa I.S. Litt. 107.
Nistratova S.N. Litt. 106-108.
Nizovskaïa L.V. Litt. 105.
Novikova G.N. Litt. 109.

Okhotine V.E. Litt. 99-101.
Orbeli L.A. Litt. 110.
Orlov R.S. Litt. 111.
Ouloubekov Z.G. Litt. 5, 129, 130.

Palei S. Litt. 112.
Peters A. Litt. 112.
Polenov A.L. Litt. 82, 113.
Popov. I.F. Litt. 114.
Prosser L. Litt. 115, 116.

Raven K. Litt. 117.
Roubis A.V. Litt. 86.
Roudnikova L.T. Litt. 64, 77.

Sadouikhova I.A. Litt. 118, 119.
Sakharov D.A. Litt. 14, 120.
Scarlatto O.A. Litt. 29.
Scharrer B. Litt. 138.
Sepp. E.K. Litt. 124.
Serguievski M.V. Litt. 125.
Skadovskaïa P.S. Litt. 126.
Sokolov V.A. Litt. 127.
Svechnikov V.A. Litt. 121-123.
Sviridov B.E. Litt. 60.

Tchelouichev I.A. Litt. 130.
Tchertok V.M. Litt. 102, 103.
Teis R.V. Litt. 119.
Timkine V.N. Litt. 6.
Torskaïa I.V. Litt. 142.
Tourpaev T.M. Litt. 108.
Trofimova G.A. Litt. 98.
Troïtskaïa L.P. Litt. 74.
Tsbileneva V.A. Litt. 137.
Tvarog B.M. Litt. 128.

Varaksina G.S. Litt. 22.
Varaksine A.A. Litt. 16-22, 91-93, 98.
Varton S.S. Litt. 51, 52.
Veprintsev B.N. Litt. 123, 182.
Veremeeva T.B. Litt. 98.
Vlassov G.S. Litt. 94.
Vochtchinina O.M. Litt. 24.
Vojenina M.I. Litt. 6, 7.

Webster G. Litt. 112.

Zakharova V.P. Litt. 69.

Zamouichliak E.A. Litt. 123.
Zavarzine A.A. Litt. 47.
Zenkevitch L.A. Litt. 48.

2 - Auteurs non russes

- Abraham A. Litt. 143.
Acert K. Litt. 144, 145, 231.
Ahmed M. Litt. 149.
Aiello E. Litt. 495.
Akbarzadeh P. Litt. 350.
Anastassova-Krusteva M. Litt. 146.
Anderson E. Litt. 317.
Ansel P. Litt. 147.
Antheunisse L.J. Litt. 148.
Anzari F. Litt. 149.
Arch S. Litt. 150, 151.
Arvanitaki A. Litt. 152.
Ascher P. Litt. 153.
Asif M. Litt. 154.
Axelrod J. Litt. 190.
- Badino G. Litt. 155.
Banks P. Litt. 156.
Baranyi I.B. Litt. 157, 164, 454, 470.
Barbier M. Litt. 473.
Barr L. Litt. 165, 227.
Barth F.G. Litt. 442.
* Bassot J. Litt. 166.
Battle H.L. Litt. 345.
Beams H.W. Litt. 167.
Beaudet A. Litt., 266.
Bell C. Litt., 168.
Benjamin P.R. Litt. 502.
Benkö K. Litt. 363.
Bennett H.S. Litt. 169.
Berg C.J. Litt. 170.
Berg R. Litt. 171.
Berg R.A. Litt. 443.
Berger W. Litt. 165.
Berlind A. Litt. 172-174.
Bern H.A. Litt. 175, 176, 488.
Bernett R. Litt. 353.
Bertout M. Litt. 177.
Bierbauer J. Litt. 178.
Bierne J. Litt. 469.
Bindreiter M. Litt. 179.
Birks R.I. Litt. 181.
Bocharova L.S. Litt. 182.
Boer H.H. Litt. 183, 184.
Boolootian R.A. Litt. 287.
Bornstein P. Litt. 465.
Botticelli C.R. Litt. 185.

Bourcart C. Litt. 186.
Bourne G.C. Litt. 187.
Bowden J. Litt. 188.
Brady J. Litt. 189.
Brawnstein M.J. Litt. 190.
Breeman V. Litt. 285.
Breucer H. Litt. 439.
Brisson P. Litt. 191, 192.
Bruce B. Litt. 193.
Bruslé J. Litt. 194.
Brzin M. Litt. 195.
Bullock T.H. Litt. 194.
Burn J.H. Litt. 197, 198.
Burnstock C. Litt. 199, 200.
Burt A.M. Litt. 201-203.

Cabana T. Litt. 220.
Cain A.J. Litt. 204.
Cardot J. Litt. 205.
Carpenter D.O. Litt. 190.
Catania R. Litt. 206, 207
Catapane E.J. Litt. 496.
Cavanaugh M.V. Litt. 208.
Chaet A.B. Litt. 209.
Chalazonitis N. Litt. 152.
Champagne M. Litt. 184, 220.
Chan-Palay V. Litt. 210.
Charbonneau L.G. Litt. 220.
Chen T.P. Litt. 211.
Cobb J.L. Litt. 212-217.
Coe W.K. Litt. 218.
Coggeshall R. Litt. 219.
Collin F. Litt. 395.
Collin J.P. Litt. 191, 192.
Cooke I.M. Litt. 173, 174.
Cooper I.K. Litt. 548.
Costa M. Litt. 259.
Cottrell G.A. Litt. 450.
Cousineau G.H. Litt. 220.
Cowden R.R. Litt. 221.
Cozcolluela C. Litt. 501.
Cruz-Olive L.M. Litt. 405.
Csillik B. Litt. 222, 333.
Cupth B.L. Litt. 492.

Dahl E. Litt. 223.
Dalen H. Van Litt. 183, 184.
Davis H.C. Litt. 383-385.
Davis K.B. Litt. 224.
Davis T.C. Litt. 225.
Descaries L. Litt. 226.
Dettbarn W.D. Litt. 202.
Devey M.M. Litt. 165, 227.
Dewhurst S.A. Litt. 407, 408.
Dhamne K.P. Litt. 433.
Dillaman R.M. Litt. 474.
Dinamani P. Litt. 228.

Dorfman R.I. Litt. 278, 279.
Drew G.A. Litt. 229, 230.
Dreyer F. Litt. 231.
Drosdovsky M. Litt. 379.
Dunant Y. Litt. 232.
Durchon M. Litt. 233, 235.
Dyakonova T.L. Litt. 182.

Echinger B. Litt. 236.
Edvinsson L. Litt. 237.
Eidusson S. Litt. 486.
Elekes K. Litt. 238-244.
Elfin L.G. Litt. 245.
Engelmann D.M. Litt. 499.
Enos P.D. Litt. 541.
Espel H. Litt. 246.

Fahmy O.G. Litt. 247.
Fährmann W. Litt. 248.
Falck B. Litt. 223, 236.
Farmanfarmaian A. Litt. 287.
Fawcett D.W. Litt. 249.
Fernandez J. Litt. 250.
Fischer R. Litt. 251.
Florey R. Litt. 252.
Fonnum F. Litt. 253.
Forster J. Litt. 254.
Frirell B. Litt. 253.
Frontali T.V. Litt. 399.
Furness J.B. Litt. 255, 328.

Gabe M. Litt. 166, 256-258.
Gabella G. Litt. 259.
Gainer H. Litt. 378.
Gall S. Litt. 207.
Ganaros A. Litt. 260.
Gardner D.L. Litt. 404.
Gasquest M. Litt. 528.
Gautron J. Litt. 509.
Geffen L.B. Litt. 261, 377.
Gerchon M.D. Litt. 262.
Gerebttzoff M. Litt. 263.
Gersch M. Litt. 264.
Gerschenfeld H. Litt. 265.
Giacobini E. Litt. 266.
Giese A.C. Litt. 267-269.
287, 298, 312, 437.
Giller E.J. Litt. 270.
Gilloteaux J. Litt. 271, 273.
Glowinsky P. Litt. 153.
Golding D.W. Litt. 274.
Goldman R.D. Litt. 275.
Gordon E. Litt. 355.
Gordon W. Litt. 516.
Goridis C. Litt. 276, 277.
Gottfried H. Litt. 278-280.
Graham I.D. Litt. 372.

Grasso M. Litt. 281.
Gray E.G. Litt. 282-284.
Green J. Litt. 285.
Greenberg M.J. Litt. 286.
Greenfield L. Litt. 287.
Grieser E. Litt. 288.
Grillo M.A. Litt. 289, 290.
Groesbeek J.R. Litt. 183, 184.
Gruber H. Litt. 291.
Gubicza A. Litt. 292, 293, 471.
Gunther J. Litt. 294.
Gupta B.L. Litt. 295.
Gwyn D. Litt. 296.

Hadjiloff A. Litt. 146.
Hagadorn I.R. Litt. 176.
Hagerman D.G. Litt. 297.
Hagopian M. Litt. 262.
Halberg F. Litt. 298.
Halberg F.F. Litt. 298.
Harms W. Litt. 299.
Harris R.J. Litt. 300.
Hartman B. Litt. 301.
Hathaway R.R. Litt. 302.
Heard W.H. Litt. 303.
Hebb C. Litt. 304.
Heider K. Litt. 357.
Herlant-Meevis H. Litt. 305, 306.
Herlin P. Litt. 395.
Hervonen A. Litt. 341.
Hiripi L. Litt. 242, 307-311.
Hisaw F.L. Litt. 185.
Hodgkin F.P. Litt. 549.
Hohberg E. Litt. 291.
Holland N.D. Litt. 312.
Horridge G.A. Litt. 196, 313, 314.
Hossaini K., Litt. 350.
Houtteville P. Litt. 315.
Howes E.A. Litt. 409.
Hubbard J.I. Litt. 316.
Huebner Litt. 317.

Ibata Y. Litt. 318.
Idler D.R. Litt. 319.
Ikegami S. Litt. 320-323.
Imai T. Litt. 324, 415, 416.
Ishii S. Litt. 444.
Israel M. Litt. 232.
Itakura T. Litt. 325.
Ito S. Litt. 249, 326.
Iwata K.S. Litt. 327.
Iwayama T. Litt. 200, 328.

Jaim - Etcheverry G. Litt. 329.
Japha J.T. Litt. 330, 331.
Jones D.G. Litt. 332.
Joo F. Litt. 333.

Joosse J. Litt. 334.
 Joshi B.D. Litt. 507.
 Juorio A.V. Litt. 335.

Kai-Kai M.A. Litt. 336.
 Kamer J.C. Van de Litt. 451.
 Kamiya Y. Litt. 320, 321.
 Kanatani H. Litt. 323, 337-340, 347.
 Kanawa E. Litt. 144.
 Kanazawa A. Litt. 319.
 Kanerva Z. Litt. 341.
 Ka-no H. Litt. 342.
 Kantcheva L. Litt. 146.
 Kasa P. Litt. 222, 343.
 Kasinathan S. Litt. 344.
 Kennedy A.V. Litt. 345.
 Kerkut G.A. Litt. 336.
 Killick S.W. Litt. 335.
 Kim Y.S. Litt. 346.
 Kishimoto T. Litt. 347.
 Klebanoff S. Litt. 466.
 Knowles F.G. Litt. 348.
 Koelle G. Litt. 349, 350.
 Koelle W. Litt. 350.
 Koenig E. Litt. 351.
 Kokko A. Litt. 352, 353.
 Kopin J. Litt. 354, 355.
 Korringa P. Litt. 356.
 Korschelt E. Litt. 357.
 Kosengren E. Litt. 223.
 Krasne F.B. Litt. 358.
 Kretschmann H.J. Litt. 482.
 Krigevic K. Litt. 359.
 Kuhlmann D. Litt. 439.
 Kupfermann I. Litt. 360, 361.
 Kuszenski R. Litt. 362.

Labos E. Litt. 363.
 Lalaque E. Litt. 220.
 Lammens J.J. Litt. 364.
 Lang A. Litt. 365.
 Laviolette P. Litt. 366, 367.
 Lebbin C. Litt. 368.
 Leblond C.P. Litt. 539.
 Leclerc M. Litt. 370.
 Lentz T.L. Litt. 533.
 Leonard V.K. Litt. 371.
 Lesbats B. Litt. 232.
 Lever I. Litt. 372.
 Levi G. Litt. 373.
 Lewis R.W. Litt. 374, 375.
 List Th. Litt. 376.
 Livett B. Litt. 261, 377.
 Loh Y. P. Litt. 378.
 Lomte V.S. Litt. 434.
 Longcamp D.D. Litt. 379.
 Loosanoff V. Litt. 380, 381.

Lowy J. Litt. 188.
Lubet P. Litt. 186, 315, 379, 387-397.
Lucas A. Litt. 398.
Lusis O. Litt. 280.

Mc Caman R. Litt. 407, 408.
Mc Laughlin B. Litt. 409.
Macintosh F.C. Litt. 180.
Maddrell S.H.P. Litt. 189.
Maeda T. Litt. 325.
Manaranche R. Litt. 232.
Mancini G. Litt. 399.
Mandell J.A. Litt. 362.
Marchionni V. Litt. 155.
Marsden C.A. Litt. 400.
Marsden S.R. Litt. 542.
Martin R. Litt. 401.
Martoja M. Litt. 402.
Masaguki K. Litt. 403.
Mathieu M. Litt. 395.
Matsuura M.A. Litt. 318.
Matthews M.A. Litt. 404.
Mautner H. Litt. 353.
Mayhew T.M. Litt. 405.
Mayor D. Litt. 156.
Meclenburg C. Litt. 223.
Meier A.H. Litt. 224.
Meisenheimer J. Litt. 406.
Mellon D.J. Litt. 295.
Miller W.S. Litt. 386.
Moor H. Litt. 231.
Mori K. Litt. 410-416, 503.
Moritz K. Litt. 500.
Morris D. Litt. 343.
Morris J.F. Litt. 440.
Mullins P.A. Litt. 215.
Muramatsu T. Litt. 414.
Myers P.R. Litt. 417, 418.
Myhrberg H. Litt. 223.
Mzaz P. Litt. 156.

Nachmansohn D. 419.
Nagabushanam R. Litt. 420-434.
Nakai Y. Litt. 435.
Nakamura Y. Litt. 414.
Nakayama T. Litt. 479.
Narchi W. Litt. 436.
Neff N. Litt. 276, 277.
Nemcsök J. Litt. 242, 309, 310.
Nimitz M.A. Litt. 437.
Nishioka R.S. Litt. 488.
Nissl F. Litt. 438.
Nojyo Y. Litt. 318.
Nolte A. Litt. 439.
Nordmann J.J. Litt. 440.
Nore B. Litt. 266.
Numz F. Litt. 262.

Obara A. Litt. 532.
Odiete W.D. Litt. 441.
Oesterle D. Litt. 442.
Ohguri M. Litt. 340.
Olesen B.R. Litt. 443.
Oosaki P. Litt. 444.
Orton J.H. Litt. 445.

Palau J. Litt. 501.
Palay S. Litt. 290.
Pearse J.S. Litt. 269.
Pellegrino J.A. Litt. 446, 447, 459.
Pelseneer P. Litt. 448.
Pentraith V.W. Litt. 216, 217, 449, 450.
Peper K. Litt. 231.
Peute J. Litt. 451.
Pfannenstiel H.D. Litt. 452.
Pfenninger K.H. Litt. 453.
Polgar M. Litt. 454.
Porchet M. Litt. 455.
Potter D. Litt. 550.
Price D.A. Litt. 286.
Prockop D.J. Litt. 443.
Pujol J.P. Litt. 396, 397.

Quyale D.B. Litt. 456.

Rakonczay Z. Litt. 310.
Rand M. Litt. 197, 198.
Rancurel P. Litt. 258.
Reddiah K. Litt. 457.
Regondaud J. Litt. 192.
Richardson K.C. Litt. 467, 550.
Ritz V. Litt. 458.
Robertis E. de Litt. 265, 459.
Rosenbluth J. Litt. 460-463.
Rosengren E. Litt. 223.
Ross R. Litt. 464-466.
Roth C. Litt. 467.
Roubos E.W. Litt. 183, 184, 468.
Rovainen C.M. Litt. 453.
Rue G. Litt. 469.

Saavedra J.M. Litt. 190.
Sakaï S. Litt. 324.
Sakharov. D.A. Litt. 562.
Salanki J. Litt. 163, 164, 309.
311, 363, 470-472, 563.
Saleuddin A.S. Litt. 474.
Salganicof L. Litt. 459.
Saliot A. Litt. 473.
Sanchis C.A. Litt. 475, 476.
Sandri C. Litt. 144, 145, 231.
Sangalang G.B. Litt. 319.
Sastry A.N. Litt. 477.
Satir P. Litt. 478.

Sato Y. Litt. 479.
Sattelle D.B. Litt. 480.
Scharrer B. Litt. 481.
Schleicher A. Litt. 482.
Schmekel L. Litt. 483.
Schooneveld H. Litt. 484.
Schuppler J. Litt. 179.
Schurmann F.W. Litt. 294.
Schwartz J.H. Litt. 270.
Segal D.S. Litt. 362.
Sekhon S. Litt. 167.
Selwood L. Litt. 485.
Shin C. Litt. 486.
Shinikawa Y. Litt. 435.
Shiraï H. Litt. 320.
Shults R.A. Litt. 548.
Shute C. Litt. 375.
Sigerfoos C.P. Litt. 487.
Silver A. Litt. 203.
Simpson L. Litt. 488,
Sjöstrand J. Litt. 253.
Smith A.D. Litt. 489.
Smith B.J. Litt. 490.
Smith D.S. Litt. 491, 492.
Smith P.B. Litt. 366.
Smith U. Litt. 492.
Splittstösser P. Litt. 493.
Sporrong B. Litt. 236.
Spriggs T. Litt. 372.
Stauffacher H. Litt. 494.
Stefano G.B. Litt. 495, 496.
Stempell W. Litt. 497.
Stickney A. Litt. 498.
Stirling C.A. Litt. 358.
Stockinger L. Litt. 179.
Stoeckenius W. Litt. 499.
Storch U. Litt. 458, 500.
Subirana J.A. Litt. 501.
Suburo A.M. Litt. 447.
Sugiyama M. Litt. 520.
Sweeney C. Litt. 418.
Swigchem H.V. Litt. 529.
Swinsdale N.V. Litt. 502.

Takahashi H. Litt. 552.
Takahashi K. Litt. 503.
Takahashi N. Litt. 504.
Takashima Y. Litt. 505, 506.
Tamate H. Litt. 415, 416.
Tamura S. Litt. 321, 323.
Tandon R.S. Litt. 507.
Tardent P. Litt. 508.
Tauc L. Litt. 153.
Taxi J. Litt. 509, 510.
Thoenen H. Litt. 511, 512, 518.
Thomson R.J. Litt. 513.
Tissari A.H. Litt. 341.

Tohyama M. Litt. 325.
Tombes A.S. Litt. 514.
Tomlinson D.K. Litt. 515.
Toshio N. Litt. 516.
Tramerrani S.H. Litt. 265.
Tranter D.J. Litt. 517.
Tranzer J.P. Litt. 518.
Treherne J.E. Litt. 295.
Tsukahara J. Litt. 519, 520.
Tsuneki K. Litt. 521.
Twarog B.M. Litt. 554.

Ude J. Litt. 522.
Udenfried S. Litt. 301.
Ullmann S.L. Litt. 523.
Umiji S. Litt. 524.

Varanka I. Litt. 525,
Vas E.H. Litt. 472,
Vicente N. Litt. 526-528,
Villem C.A. Litt. 297,
Vlieger T.A. Litt. 529,

Wabnitz R.W. Litt. 529.
Wachtel A.W. Litt. 330, 331.
Wachtendonk D. Litt. 530, 531.
Wakni T. Litt. 532.
Waser P.G. Litt. 368.
Watkins K. Litt. 226.
Wechsler W. Litt. 483.
Weinstock A. Litt. 533, 534.
Weiss L. Litt. 535.
Wellington F.D. Litt. 297.
Wells J. Litt. 536.
Wells M.J. Litt. 536.
Welsh J.H. Litt. 537.
Wendelaar Bonga S.E. Litt. 538.
Westfall J.A. Litt. 539-541.
White D. Litt. 542.
Whittaker V.P. Litt. 543, 544.
Willigen C.A. Litt. 545.
Willows A.O. Litt. 546, 547.
Willson W.S. Litt. 548.
Wilson B.R. Litt. 549.
Wilt F.H. Litt. 225.
Wingert F. Litt. 482.
Wolf D.E. Litt. 550.
Wolstencroft J. Litt. 296.
Wotiz H.H. Litt. 185.

Yahata T. Litt. 551, 552.
Yamamoto G. Litt. 553.
Yamamoto K. Litt. 504.
Yamatoka S. Litt. 541.
York B. Litt. 554.
Young J.Z. Litt. 284.
Young R.V. Litt. 534.

Zambrano D. Litt. 475, 476.
Zeman G.H. Litt. 190.
Zenker W. Litt. 291.
Zieher L.M. Litt. 329, 459.
Zilles K. Litt. 482.
Zs-Nagy I. Litt. 243, 244, 293.
363, 472, 555-563.

INDEX DES MATIERES

- Acetylcholine, p.20, 28, 174, 189
- et émission des gamètes, p.174, 180
-, inactivation, p.21
-, influence sur la croissance, p.174
des cellules sexuelles.
- Acetylcholinestérase (isoenzymes), p.21, 22
-, localisation dans le neurone, p. 21
- Acetylcholine . CoA, p.21
- Acetylcholine-transférase, p.21, 23
-, localisation, p.23
- Acides aminés, p.135
- Acide désoxyribonucléique (ADN), p.120-122
-, synthèse dans la cellule mûre, p.139
- Acide gammaaminobutyrique (GABA), p.28, 31, 39
- Acide ribonucléique (ARN), p.118-122
-, synthèse dans les cellules nerveuses et gliales, p.37, 173
-, synthèse dans les cellules sexuelles, p.133, 134, 139
- Acrosome, p.122
- Actinomycine et synthèse des amines biogènes, p.25
- Activité de synthèse dans les cellules sexuelles, p.133-135, 139-140
- Adenosine-monophosphate cyclique (AMPC), p.166
- Adenosine-triphosphate, p.21, 174
- Adenylcyclase, p.166
- Alimentation, nourriture, p.126
- Amines biogènes, p.24, 25, 172-174, 178, 180, 181
- et biosynthèse des phospholipides, p.174
-, désamination oxydative, p.19
-, inactivation, p.25
-, influence de la nialamide, p.19
-, relation avec les vésicules à cœur dense, p.28, 29
-, répartition, p.25
- et sécrétion peptidergique, p.172
-, taux dans le S.N., p.24
- Amylase p. 241
- Anneau contractile, p.123
- Atrésie (résorption), p.135-137, 175
- Axone classification par la taille, p.27
-, classification par le type de vésicules, p.27-31
-, connectifs et commissures, p.38-39
-, neuropiles, p.27
- Axones cholinergiques, p.28-30, 100, 103, 174
-, monoaminergiques, p.28-30, 100, 101, 103, 174
-, peptidergiques, p.62, 101, 103

Calcium Ca⁺⁺, p. 63
 Caroténoïdes, p. 19
 Catécholamines, p. 24-25, 29, 100, 173, 174
 Catechol-o-méthyltransférase, p. 26
 Cellule ciliaire, p. 91
 Cellule épithéliale, p. 90, 115, 116
 Cellule gliale, p. 36-38, 173
 - et amines biogènes, p. 38, 173
 -, classification, p. 36
 - et sécrétions peptidergiques, p. 37
 -, structure, p. 36, 37
 - et trophisme du neurone, p. 37
 Cellule à microvillosités, p. 90
 Cellule nourricière, p. 115, 169, 178-180
 - et rôle dans les processus de résorption, p. 135
 -, plurinucléée, p. 122
 Choline, p. 21-23
 Chromatolyse, p. 17
 Coenzyme, p. 21, 22
 Colchicine, p. 62
 Commissures, p. 11-13, 38
 Connectifs, p. 11-13, 38
 Croissance des gamètes, p. 178, 179
 Cytochrome-oxydase, p. 119
 Cytosome, p. 18, 19

 Différenciation des gamètes, p. 138, 170, 172
 - de la glande sexuelle, p. 115, 128
 Di-isoprnylfluophosphate, p. 22
 5.6-dioxytryptamine, p. 24
 Dopamine p. 24, 25, 29, 242
 -, absorption, p. 29
 - et ARN dans les oocytes, p. 173
 -, localisation dans le neurone, p. 25
 - et synthèse protéique dans les ovocytes, p. 173
 -, taux dans le S.N, p. 24, 25

 Effort sexuel, p. 127, 128
 Emission des gamètes (frai), p. 168-172, 179-181
 Enzymes sexuels de la synthèse, p. 177
 Epinèvre, p. 14
 Epithélium, p. 115, 134
 Exocytose, p. 90

 Fécondité, p. 113, 114
 Fibroblastes, p. 14, 94-96, 134
 Filaments élastiques, p. 95
 Frai (émission des gamètes), p. 114, 125, 128, 132, 138, 141
 - et rôle des facteurs abiotiques, p. 142
 - et sensibilité des muscles à l'acétylcholine, p. 175

 Ganglionnière, p. 14
 Ganglion cérébropleural, p. 11, 12, 66-69
 -, influence de l'ablation, p. 70, 168-172
 - palleal, p. 12

- pédieux, p.13
- viscéral, p.11-15
- Ganglions nerveux, p.11-16
- Globulocytes, p.117, 123, 129-130
- Glucides, p.18
- Glucose et trophisme de l'ovocyte, p.174
- Glutamine, p.28
- Glycine, p.28, 30
- Glycogène, p.18, 37, 117, 120, 174
- Gonocytes, p.115
- Granules, p.18
 - et activité bioélectrique du neurone, p.63
 - , influence de la colchicine, p.62
 - , libération, p.62, 63
 - , structure, p.61
- Granules peptidergiques, p.18, 28, 30, 33, 61, 63
- Granulocytes, p.117

- Hermaphrodisme, p.114, 115
- Hormones sexuelles stéroïdes, p.175-178
- 6-hydroxydopamine, p.29
- D⁵-3 -hydroxystéroïde-deshydrogénase, p.177
- 17 B - hydroxystéroïde-deshydrogénase, p.176

- Inclusions dans les cellules nerveuses, p.17-20
 - nucléaires, p.122
- Indolealkylamines, p.24
- Inertie ou repos sexuel, p.127, 128
- Insuline, p.70
- Intensité lumineuse, p.126, 127
- Iproniazide, p.24, 28

- Lipides dans les cellules gliales, p.37, 169-172
 - dans les neurones, p.18
 - et naissance des larves, p.114
 - et trophisme des cellules sexuelles, p.117

- Macrophages, p.14
- Magnésium Mg⁺⁺, p.63
- Maturation, p.120, 124, 128-135, 138, 140-142, 180
- Maturité, p.127, 128
- Méiose, prophase, p.119, 122
- Microtubules, participation
 - au transport des granules, p.62
- Monoamine - oxydase, p.25, 26
- Mucopolysaccharides acides, p.18, 91
 - basiques, p.91
 - neutres, p.91
- Musculature striée, p.92
- Myocytes activité pinocytotique, p.92, 93
 - , contacts, p.93
 - , liens avec les fibres intercellulaires, p.93
- Myofibrilles, p.93

- Nerf adducteur, p.12, 13
 - branchial, p.13
 - palléal, p.12
 - pédieux, p.13

- du pharynx, p. 12
 - protracteur, p. 12
 - des tentacules, p. 13
- Neurone, p. 14-23
- , appareil de Golgi, p. 20
 - , corps de Nissl, p. 17, 18
 - , localisation dans les ganglions, p. 14, 16
 - , mitochondries, p. 20
 - , neurofibrilles, p. 19
 - , réticulum endoplasmique, p. 18
 - , structure du noyau, p. 20
 - , taille, p. 15
- Neurones bipolaires, p. 16
- géants, p. 15
 - multipolaires, p. 17, 23, 35
 - peptidergiques classification, p. 60
 - -, cycle de sécrétion, p. 64, 65
 - -, localisation dans les ganglions, p. 59
 - -, mise en évidence, p. 61-64
 - -, taille, p. 60
 - unipolaires, p. 16, 24
- Neuropile, p. 14, 27
- , structure, p. 27
 - , type des axones, p. 27-31
- Nialamide, p. 19
- Noradrenaline, p. 25, 29, 173
- et synthèse de l'ADN, p. 173
 - et synthèse des protéines dans les ovocytes, p. 173
 - , taux dans le S.N., p. 25
- Oestradiol, p. 176-178
- et sécrétion peptidergique, p. 70
- Ovocytes, p. 114-120, 134, 135
- , dynamique, p. 128-133
 - , grande croissance (phase végétative), p. 118
 - , petite croissance (phase générative), p. 118
- Ovogonies, p. 118, 133
- , dynamique, p. 128, 133
 - , prolifération, p. 125, 132
 - , rapports avec le jeûne, p. 124, 126
- Phase générative ou génératrice, p. 118
- Phase végétative, p. 118, 134
- - stade protoplasmique, p. 118
 - - - trophoplasmique, p. 118
- Phosphatases acides, p. 64
- Phosphatases basiques, p. 64, 123
- Phospholipides, p. 18, 63, 169
- Polysaccharides, p. 135, 169
- Prolifération, p. 89, 132, 167, 171, 172, 185
- Prostaglandines, p. 173
- Protéines, p. 135, 171, 173
- basiques, p. 122, 123
- Rapport nucléoplasmatique, p. 65, 68, 130, 132

- Région neurohémale, p. 63
- Résorption (ou atrésie), p. 135-137, 175
- , écologique, p. 136
 - , physiologique, p. 136
 - , post-émission, p. 136
- Salinité, adaptation, p. 127
- et émission des gamètes, p. 143
 - et gamétogénèse, p. 126
 - et sécrétion peptidergique, p. 70, 71
- Sécrétion monoaminergique, p. 24, 25, 172, 173, 178, 180, 181
- Sécrétion peptidergique, p. 63-65, 167-172, 174, 178, 179, 180, 181
- et déficit d'oxygène, p. 70
 - et différenciation des gamètes, p. 168-172, 178, 179
 - et hormones stéroïdes, p. 177
 - , influence des œstradiols, p. 70
 - et musculature viscérale, p. 70
 - et prolifération, p. 168-172
 - et régulation osmotique, p. 70
 - et salinité, p. 70, 71
 - et température, p. 70, 175
 - , transport axonal, p. 62, 63, 101, 168
- Sérotonine, p. 24-26, 29, 171-173, 180
- et contraction musculaire, p. 100
 - , influence de l'iproniazide, p. 25
 - , localisation cellulaire, p. 24, 25
 - , taux, p. 24, 25
- Spermatides, p. 122
- Spermatocytes p. 121, 122, 140, 245
- Spermatogonies, p. 120, 121, 129
- , dynamique annuelle, p. 137-140
- Spermatozoïdes, p. 129
- , dynamique annuelle, p. 137-138
- Spermiogénèse, p. 122-123
- , atypique, p. 124
- Stade juvénile, p. 128
- Stade de maturation, p. 141
- Strychnine, p. 39
- Succinodeshydrogénase, p. 119
- Synapses, p. 31, 33, 34
- , chimiques, p. 32, 33
 - , classification d'après la taille des vésicules synaptiques, p. 33
 - , convergence synaptique, p. 34
 - , divergence synaptique, p. 35
 - , éléments pré-et postsynaptiques, p. 32
 - , modifications synaptiques, p. 35
 - , présence d'acétylcholinestérase, p. 21
 - , situation sur le neurone postsynaptique, p. 35, 36
 - , structure, p. 31
- Système hémolymphatique, p. 89, 102, 103
- Température, p. 121, 125, 178, 180
- et cycle de reproduction, p. 125, 127
 - et émission des gamètes, p. 142, 180
 - et gamétogénèse, p. 125, 126
 - et sécrétion peptidergique, p. 69
- ³H-thymidine, p. 121, 133, 139, 140

Tissu conjonctif, p.92, 94, 134
Triglycérides, p.129
Trophocytes, p.115, 133, 169, 172, 179, 180
Type alimentaire d'ovogénèse, p.116
Type solitaire d'ovogénèse, p.116
³H-uridine, p. 133, 139, 140
Vésicules proacrosomiennes, p. 122
Vésicules synaptiques, p. 14, 27-31, 32 -35
Zone de croissance, p.138
Zone de formation, p.138

INDEX DES NOMS LATINS DES MOLLUSQUES BIVALVES

- Aenigma aenigmatica* - Litt. 187
Aequipecten irradians - Litt. 477
Aequipecten opercularis - Litt. 394
Anadara broughtoni - Litt. 72
Anodonta cellensis - Litt. 25, 493
Anodonta complanata - Litt. 106, 107
Anodonta couperiaca - Litt. 303
Anodonta cygnea - Litt. 157-164, 238, 239,
 241-244, 292, 293, 295, 307-311, 363,
 409, 454, 470-472, 525, 555-560, 563
Anodonta imbecilis - Litt. 303
Anodonta piscinalis - Litt. 106, 107, 223, 563
Anomalocardia brasiliiana - Litt. 436
Anomia ehippium - Litt. 256
Astarte borealis - Litt. 58
Astarte elliptica - Litt. 58
- Callista brevisiphonata* - Litt. 106
Cardium crassum - Litt. 256
Cardium edule - Litt. 256
Cardium elegantulum - Litt. 83
Cardium tuberculatum - Litt. 256
Chama pellucida - Litt. 288
Chlamys distorta - Litt. 256, 457
Chlamys farreri nipponensis - Litt. 342
Chlamys furtiva - Litt. 457
Chlamys opercularis - Litt. 5, 256
Chlamys striata - Litt. 457
Chlamys tigerina - Litt. 457
Chlamys varia - Litt. 256, 387-390, 457
Crassostrea gigas - Litt. 16, 83, 84, 89,
 141, 170, 324, 410-416, 456
Crassostrea glomerata - Litt. 149, 228
Crassostrea virginica - Litt. 83, 170, 268, 302,
 345, 381-385, 420, 422, 424, 426, 431, 456
Crenomytilus grayanus - Litt. 4, 16, 18-20, 36-39,
 42, 53-57, 61, 72, 78, 93, 97, 98, 121-123
- Diplothyra smithii* - Litt. 429
Donax trunculus - Litt. 155
Donax vittatus - Litt. 256
Dreissena polymorpha - Litt. 148, 406
- Elliptio complanatus* - Litt. 330, 331
Ensis director - Litt. 230
- Glycymeris pilosa* - Litt. 241

- Hiatella arctica* - Litt. 58

Leda sulculata - Litt. 497
Lima hians - Litt. 256
Lithophagus lithophagus - Litt. 376

Macoma balthica - Litt. 356, 364
Macrocallista nimbosa - Litt. 286
Macra coquimbana - Litt. 251
Macra corallina - Litt. 256
Macra stultorum - Litt. 240
Macra sulcataria - Litt. 55, 106
Martesia striata - Litt. 431
Mercenaria mercenaria - Litt. 385, 386
Mercenaria stimpsoni - Litt. 55
Meretrix casta - Litt. 344
Modiolus barbatus - Litt. 256, 376
Modiolus demissus - Litt. 425, 428
Musculus discors - Litt. 58
Musculus laevigatus - Litt. 58
Mya arenaria - Litt. 58, 356, 498
Mytilus edulis - Litt. 58, 66, 79-82, 188, 223
256, 257, 271-273, 315, 379, 388-391, 393-395,
398, 495-497, 521, 531
Mytilus galloprovincialis - Litt. 29, 186, 272,
273, 288, 376, 391-398
Mytilus perna - Litt. 524
Mytilus henhousis - Litt. 83

Nucula delphinodonta - Litt. 83
Nucula nucleus - Litt. 256, 448

Ostrea edulis - Litt. 170, 356, 371, 380,
385, 445
Ostrea lurida - Litt. 218

Pandora inaequalis - Litt. 256
Paphia laterisulca - Litt. 432, 433
Parreysia corrugata - Litt. 434
Patinopecten yessoensis - Litt. 16, 17,
19-21, 32, 36-38, 40, 50, 53-57, 61-63,
65, 91, 92, 503, 532, 553
Pecten hericius - Litt. 185
Pecten maximus - Litt. 473
Pecten tenuicostatus - Litt. 229
Peronidia venulosa - Litt. 106
Pholas dactylus - Litt. 254
Pinctadaria albina - Litt. 517
Pisidium henslowanum - Litt. 545
Placopecten magellicanus - Litt. 319, 513
Portlandia arctica - Litt. 58

Quadrula pustulosa - Litt. 417, 418

Rangia cuneata - Litt. 430

Saccostrea cucullata - Litt. 154

Scrobicularia plana - Litt. 441
Solemya togata - Litt. 497
Solen vagina - Litt. 241
Sphaerium lacustre - Litt. 545
Sphaerium rivicola - Litt. 545
Spisula sachalinensis - Litt. 85, 106, 504
Spisula solidissima - Litt. 215, 421, 423
Swiftopecten swifti - Litt. 55, 65

Tagelus dombeyi - Litt. 497
Tapex aureus - Litt. 256
Tapex decussatus - Litt. 241, 256
Tapex japonicus - Litt. 114
Tapex pullastra - Litt. 256
Tellina crassa - Litt. 256
Teredo navalis - Litt. 258
Teredo pedicellata - Litt. 258
Teredo utriculus - Litt. 258
Turtonia minuta - Litt. 83, 84

Unio crassus - Litt. 60
Unio pictorum - Litt. 127, 557
Unio tumidus - Litt. 248, 563

Venus ovata - Litt. 256
Venus verrucosa - Litt. 256

Yoldia limatula - Litt. 427

Les deux espèces modèles étudiées dans cet ouvrage sont Crenomytilus grayanus et Patinopecten yessoensis. Elles sont citées dans le texte sous le nom de moule de Gray et pecten de Yeso.

Achevé d'imprimer
au Centre IFREMER-Brest
Atelier de reproduction

dépôt légal 3ème trimestre 1989

MOTAVKINE P.A. et VARAKSINE A.A.

HISTOPHYSIOLOGIE DU SYSTÈME NERVEUX ET RÉGULATION DE LA REPRODUCTION DES MOLLUSQUES BIVALVES.

Des résultats de recherches structurales et fonctionnelles sont présentés dans cet ouvrage en vue de déterminer l'importance du système nerveux sur l'activité sexuelle des mollusques bivalves. Les auteurs y ont rassemblé des données anatomo-histologiques, cytochimiques, ultrastructurales et morphométriques concernant la structure du système nerveux. Les cycles de reproduction, l'ovogénèse et la spermatogénèse, les processus de synthèse au sein des gonades et leurs relations étroites avec les variations saisonnières des principaux facteurs écologiques sont décrits avec soin. Les caractères particuliers des mécanismes exo- et endogènes qui contrôlent la gamétogénèse et l'émission des gamètes ont été établis. Les problèmes et les perspectives d'intervention sur la gonadogénèse ont été ensuite exposés et discutés. Cet ouvrage est destiné aux cytologistes, histologistes, embryologistes, physiologistes et spécialistes qui s'intéressent à l'élevage des invertébrés marins.

MOTAVKIN P.A. and VARAKSIN A.A.

HISTOPHYSIOLOGY OF THE NERVOUS SYSTEM AND CONTROL OF THE REPRODUCTION IN BIVALVE MOLLUSKS.

Results concerning structural and functional studies are presented in this work and discussed to determine the role of the nervous system on the sexual activity in bivalve molluscs. Authors have collected anatomical, histological, cytochemical, ultrastructural and morphometrical data about the structure of the nervous system. Reproductive cycles, ovogenesis and spermatogenesis, as well as processes of synthesis inside the gonads are carefully described, taking in account their relationship with seasonal variations of the external factors. The special characteristics of the exo- and endogenous mechanisms which control gametogenesis and spawning have been worked out. Some problems concerning the possibilities of acting on gonadogenesis are examined. This book is intended for cytologists, histologists, embryologists, physiologists, specialists of molluscs and for all persons interested in the culture of marine invertebrates.

Le responsable de la rédaction
O.G. KOUSSANINE
Docteur ès sciences biologiques

Service de la Documentation
et des Publications (S.D.P.)
IFREMER - Centre de Brest
BP 70 - 29263 PLOUZANÉ
Tél. 98 22 40 13 - Télex 940 627F

ISSN - 0761-3970

© Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer, 1989