

ÉTUDE HISTOLOGIQUE, HISTOCHIMIQUE ET CYTOLOGIQUE DU STOMODEUM CHEZ LE POLYCHÈTE SÉDENTAIRE, *AUDOUINIA TENTACULATA* (MONTAGU).

par

Catherine Michel

Laboratoire de Cytologie, Université Pierre et Marie Curie.

Résumé

Audouinia tentaculata possède un diverticule pharyngien ventral (ou pharynx) dont l'épithélium cuticularisé comprend de nombreuses cellules glandulaires muqueuses, sécrétant un mélange de sulfomucines et de mucus carboxylé. Cette invagination pharyngienne est doublée ventralement par un important bulbe ventral musculeux dont la conformation suggère que l'Annélide peut utiliser son pharynx partiellement exsertile comme une langue muqueuse qui lui permet d'absorber des particules alimentaires principalement par succion.

Introduction

Audouinia tentaculata (Montagu) (Cirratulidae) est une Annélide Polychète sédentaire non tubicole, relativement mobile, qui vit dans la vase noire, riche en détritus organiques, à environ 10-15 cm de profondeur. Son prostomium ne porte aucun appendice (Binard et Jeener, 1928), les six premiers segments sont achètes et les filaments tentaculaires sont groupés aux alentours du sixième segment sétigère, en position dorsale. Le tube digestif se divise en cinq régions distinctes : région buccale ou stomodéale, œsophage, estomac, intestin et rectum. Nous envisagerons ici le seul stomodeum et, plus particulièrement, son diverticule ventral musculeux ou pharynx dans ses rapports avec la paroi du corps et l'œsophage.

Flattely (1916) note que le prostomium de l'Annélide possède une gouttière ventrale conduisant à la bouche garnie de deux lèvres latérales ; le plancher du vestibule buccal, exsertile, semble glandulaire et l'Annélide tenterait de se nourrir par un procédé de succion. Jeener (1932), d'après ses observations portant sur *Dodecaceria concharum* et *Audouinia tentaculata*, considère que le stomodeum des Cirratulidae comprend deux étages : l'étage dorsal cilié se prolongeant à la face ventrale du prostomium et l'étage ventral ou diverticule pharyngien à cuticule épaisse et doublé d'une forte musculature. Cet étage ventral du stomodeum, particulièrement exsertile chez *Audouinia*, permettrait la succion. Pour Dales (1962), citant la thèse non publiée de Courtney (1958), les Cirratulidae possèdent une « langue » (tongue) ventrale exsertile ressemblant au bulbe des

Archiannélides et formée d'un coussin musculaire médian mû par des muscles protracteurs et rétracteurs. Orrhage (1964) note la présence d'un bulbe ventral musculeux chez deux Cirratulidae, *Dodecaceria* et *Chaetozone*. Wilfert (1973) décrit la morphologie de la région buccale de *Ctenodrilus serratus*, appartenant à la famille des Ctenodrilidae (récemment détachée de celle des Cirratulidae) : la cavité buccale et l'œsophage sont ciliés mais il existe ventralement une large poche pharyngienne équipée d'un bulbe ventral exsertile.

Dans la controverse entre Dales et Orrhage (1973), quant à l'importance phylogénique de ces formations stomodéales chez les Polychètes, les Cirratulidae occupent une situation privilégiée. Il nous a paru important dans cette perspective de donner une description précise du stomodeum d'*Audouinia*. Sans implications autres que descriptives, nous appellerons, comme la plupart des auteurs cités, diverticule pharyngien ou pharynx la région ventrale qui nous intéresse plus particulièrement.

Matériel et techniques

Les Annélides provenant de Roscoff ont été récoltées dans le chenal devant la Station biologique. Elles ont été fixées après un temps de jeûne d'au moins six heures en eau de mer filtrée.

Les colorations histologiques, telles que le trichrome de Prenant, l'azan selon Heidenhain et la picrofuchsine de Van Gieson ont été appliquées sur coupes à la paraffine après fixation au Bouin-Duboscq-Brasil et au formol salé.

Les réactions histochimiques de caractérisation des muco-polysaccharides sont présentées dans le tableau 1. Elles ont été effectuées sur coupes à la paraffine, après fixation au formol-acétate de calcium selon Baker et selon les protocoles rassemblés par Ganter et Jollès (1970). Des digestions enzymatiques ont été menées en utilisant la neuraminidase (*Vibrio comma*) Behringwerke AG à 500 U/ml, la hyaluronidase (Bovine testis) Calbiochem, grade B à 460 U/mg, la β -glucuronidase (Bovine liver) Sigma à 1 000 U/mg.

Les observations ultrastructurales ont été effectuées sur matériel fixé au glutaraldéhyde (2,5 p. 100 dans le tampon cacodylate 0,2M pH 7,2 additionné de 2 p. 100 CaCl_2 et 0,5 p. 100 Cl_2Ca , 1 h 30 à 0° C) et post-fixé à l'osmium (2 p. 100 dans le tampon cacodylate, sans adjonction de sels, 2 h à 0° C). Les pièces ont été incluses en araldite. Les coupes semi-fines et fines ont été effectuées au microtome Reichert. Les coupes semi-fines sont colorées au bleu de toluidine ; les coupes fines sont contrastées à l'acétate d'uranyle (Watson, 1958) - citrate de plomb (Reynolds, 1963) et observées au microscope électronique Philips « EM 301 ».

RÉSULTATS

I - Observations macroscopiques (Fig. 1 ; Planche I, 1 à 3)

Les observations des mouvements de la région buccale sous loupe binoculaire (Fig. 1) et des positions prises après fixation dans différents états d'extension de cette région (Planche I, 1 à 3) permettent de confirmer la description de Flattely (1916) et de la compléter.

En position de repos de l'Annélide, on aperçoit seulement **le** sillon de la gouttière ventrale du prostomium (Planche I, 1) qui conduit à la bouche ventrale cachée par le premier segment achète du corps.

Lorsque le mouvement de sortie de l'organe s'amorce, le prostomium devient turgescents et **les** parois postéro-latérales de la gouttière, gonflées et saillantes, forment les lèvres latérales (Planche I, 2). Enfin, le plancher du vestibule buccal ou diverticule pharyngien fait hernie, constituant la lèvre ventrale et forme une courte « langue », spatule à rebords latéraux épais (Planche I, 3) (Fig. 1, a) dépassant les lèvres latérales.

Les mouvements de la région buccale sont accompagnés de mouvements du prostomium. Pendant la sortie de la langue, **le** prostomium turgescents est projeté en extension dorsale (Fig. 1, b). Lorsque la lèvre ventrale et les lèvres latérales se rétractent, le prostomium se replie rapidement en direction ventrale (Fig. 1, c).

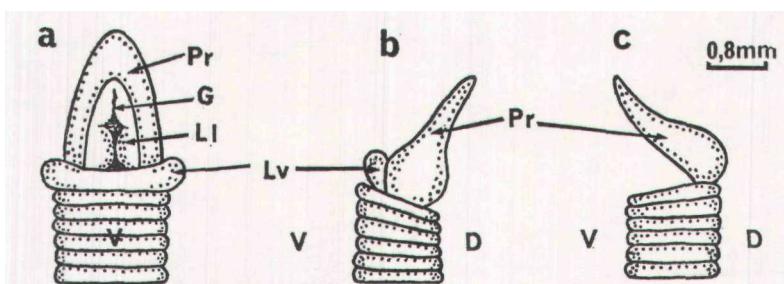


FIG. 1
Mouvements du prostomium lors de l'évagination du stomodeum ou trompe ventrale chez *Audouinia tentaculata*.
a : vue ventrale, trompe sortie ; b : vue latérale, trompe en cours de sortie ;
c : vue latérale, trompe rentrant.
G : gouttière du prostomium ; L1 : lèvre latérale ; Lv : lèvre ventrale ; Pr : prostomium.

Les mouvements successifs de sortie et de rentrée des lèvres ventrale (langue) et latérales peuvent s'effectuer à un rythme rapide, le prostomium fouillant le sable vaseux et les mouvements concomitants des lèvres assurant une succion qui permet d'avaler de fines particules.

II - Structure anatomique en microscopie photonique

1) Situation d'après une coupe parasagittale (en position d'évagination partielle de la lèvre ventrale) (Fig. 2 ; Planche I, 6).

La bouche fait suite à la gouttière ciliée du prostomium et s'ouvre dans le vestibule buccal qui comprend l'œsophage dorsal et le diverticule pharyngien ventral.

Dorsalement, l'épithélium de la gouttière prostomiale se poursuit sans distinction avec l'épithélium œsophagien dont il présente les caractéristiques, notamment l'existence de nombreux mucocytés dispersés entre les cellules ciliées. Cet épithélium est doublé par un sinus sanguin développé

envoyant des digitations dans le prostomium dont il permet en partie la turgescence.

Ventralement, l'appareil pharyngien comprend les lèvres ventrale (langue) et latérales et plusieurs poches en forme de fente permettant les mouvements des lèvres. Il se caractérise par un épithélium recouvert de cuticule qui se colore, comme la cuticule du corps, par la picrofuchsine

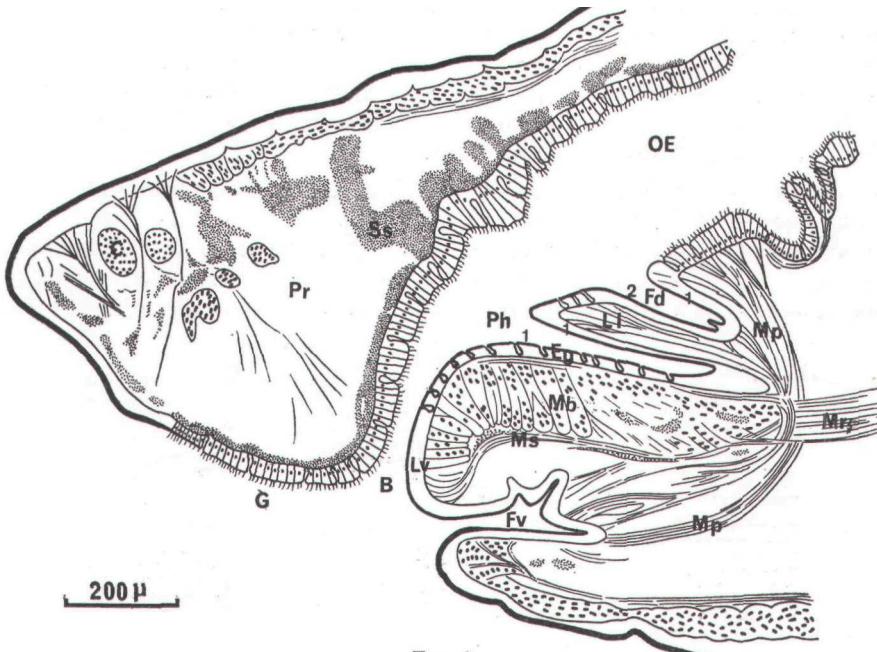


FIG. 2

Coupe parasagittale schématique de la région buccale *d'Audouinia tentaculata*, le diverticule pharyngien étant partiellement éversé.

B : bouche ; C : ganglion cérébroïde ; Eg : épithélium glandulaire ; Fd : fente dorsale ; Fv : fente ventrale ; G : gouttière du prostomium ; L1 : lèvre latérale ; Lv : lèvre ventrale ; Mb : bulbe musculaire ; Mp : muscles protracteurs ; Mr : muscle rétracteur ; Ms : muscle sagittal ; OE : œsophage ; Ph : diverticule pharyngien ; Pr : prostomium ; Ss : sinus sanguin.
(Les chiffres 1 et 2 indiquent les deux types de cuticule étudiés en microscopie électronique.)

mais est moitié moins épaisse. L'épithélium cilio-muqueux de l'œsophage débute postérieurement à la région pharyngienne.

La lèvre ventrale ou diverticule pharyngien est constituée d'un bulbe musculaire (Planche I, 4, 5, en position rétractée) qui lui donne sa fermeté lorsqu'elle est éversée (Planche I, 6). Le muscle est assez lâche et se compose principalement de fibres transverses et radiales entre lesquelles pénètrent quelques lacunes sanguines ; de rares fibres horizontales se trouvent sous l'épithélium. L'épithélium comporte de nombreuses cel-

FIG. 3

Coupes transversales en série du stomodeum *d'Audouinia tentaculata*, diverticule pharyngien rentré.

B : bouche ; C : ganglion cérébroïde ; Coe : collier pérœsophagien ; Eg : épithélium glandulaire ; Fd : fente dorsale ; Fv : fente ventrale ; G : gouttière du prostomium ; L1 : lèvre latérale ; Lv : lèvre ventrale ; Mb : bulbe musculaire ; Mp : muscle protracteur ; Ms : muscle sagittal ; N : organe nucal ; OE : œsophage ; Ph : diverticule pharyngien.
(Les chiffres 1 et 2 de la figure renvoient aux deux types cuticulaires étudiés en microscopie électronique.)

lules glandulaires muqueuses dilatées (Planche I, 4 et 6 à 10) qui déversent leur sécrétion par un pore cuticulaire à peine visible (10). La lèvre ventrale est encadrée par deux poches ventrale et dorsale. La poche dorsale est subdivisée par les lèvres latérales qui séparent la fente dorsale (Fd) de la poche pharyngienne (au sens strict) (Ph). Le muscle

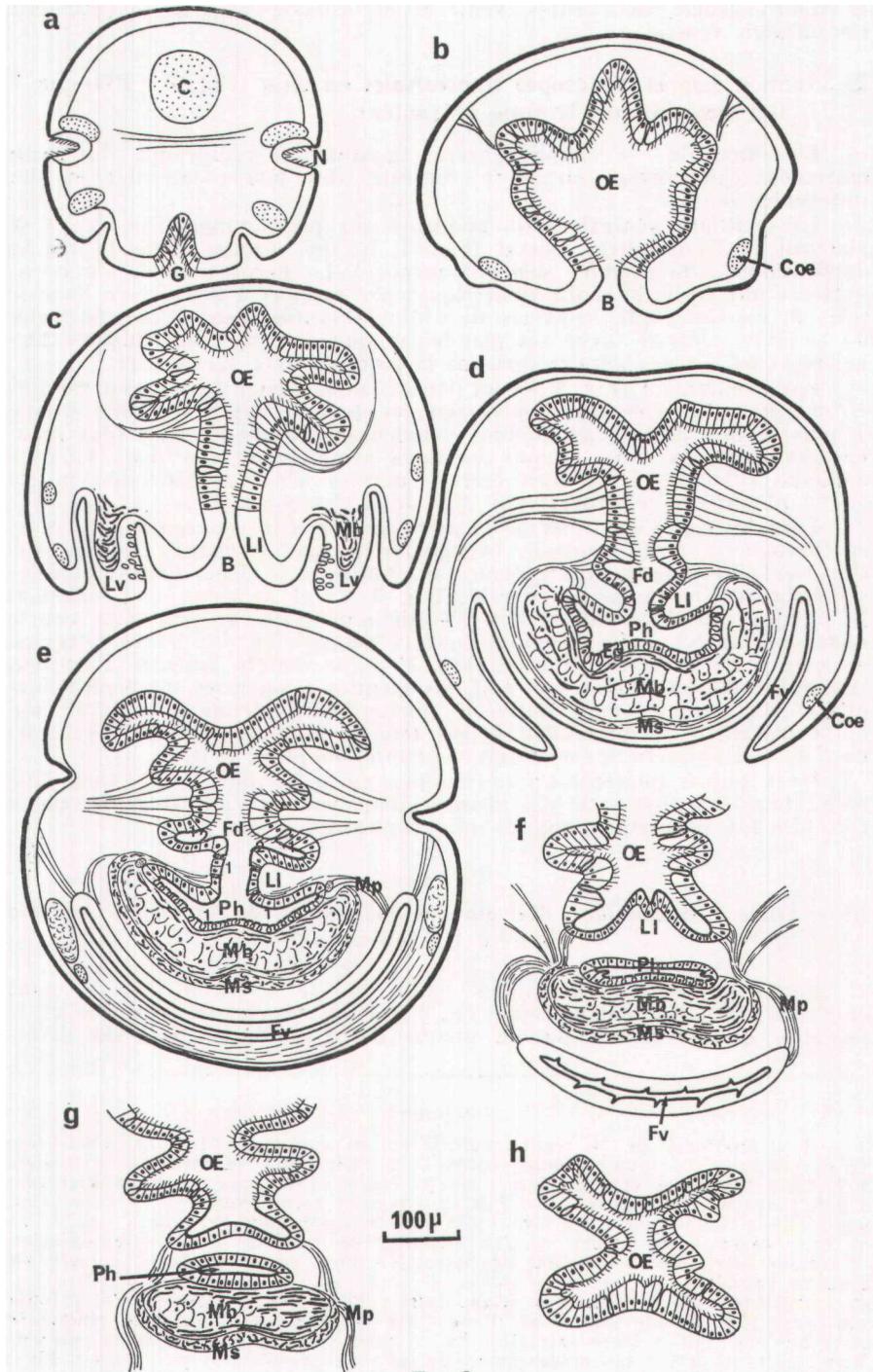


FIG. 3

bulbaire est longé ventralement par un muscle sagittal (Ms) qui se recourbe à l'extrémité postérieure du bulbe pour envoyer des ramifications vers l'épithélium des lèvres latérales. A la pointe postérieure du bulbe s'insèrent le muscle rétracteur qui se dirige postérieurement vers la musculature ventrale du corps et des muscles protracteurs qui se ramifient vers le fond aveugle des fentes ventrale et dorsale et sous l'épithélium œsophagien ventral.

2) Situation d'après des coupes transversales en série (Fig. 3 ; Planche I, 7), (en position de trompe rétractée).

L'examen de ces coupes précise la situation réciproque du bulbe musculeux pharyngien ou lèvre ventrale, des lèvres latérales et des différentes fentes.

La gouttière ventrale cilio-muqueuse du prostomium (Fig. 3, a) se poursuit par l'œsophage dorsal (Fig. 3, b) qui occupe toute la région dorso-ventrale du premier segment corporel. La paroi ventrale du corps présente une série de replis symétriques par rapport à l'ouverture buccale (Fig. 3, c). Ces replis couverts de cuticule représentant l'ébauche paire de la lèvre ventrale (avec ses glandes muqueuses et sa musculature bulbaire) et les lèvres latérales formant la jonction avec l'œsophage.

Postérieurement (Fig. 3, d) les deux ébauches latérales se sont réunies et forment la lèvre ventrale semi-circulaire dont le muscle bulbaire occupe la plus grande partie. Les glandes muqueuses épithéliales sont plus nombreuses dans les deux régions latérales symétriques que dans la zone médiane (Planche I, 7). Les lèvres latérales séparent partiellement la poche pharyngienne proprement dite de la fente dorsale.

Puis, les replis ventraux de la paroi du corps se réunissent (Fig. 3, e) et limitent la fente ventrale aveugle (Fv) aux extrémités de laquelle s'insèrent les muscles protracteurs du bulbe. Les deux lèvres latérales symétriques se réunissent ensuite (Fig. 3, f) et séparent complètement le pharynx de l'œsophage dont l'épithélium conserve, sur une courte distance, l'aspect de l'épithélium couvert de cuticule des lèvres latérales. Puis, la fente ventrale disparaît (Fig. 3, g), le muscle bulbaire s'amincit, la lumière du pharynx se rétrécit, les glandes muqueuses de l'épithélium pharyngien disparaissent. Enfin, la poche pharyngienne aveugle et son bulbe musculeux disparaissent à leur tour et l'œsophage prend sa forme en X et son épithélium est entièrement cilio-muqueux (Fig. 3, h).

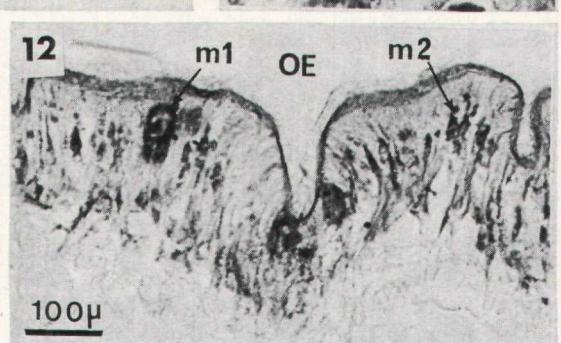
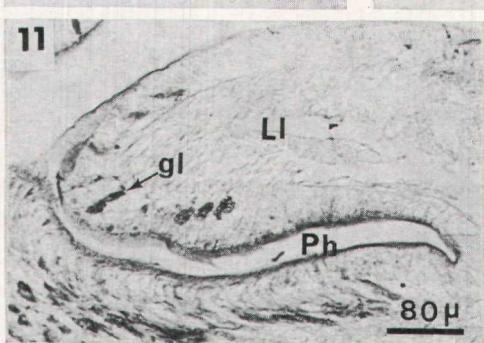
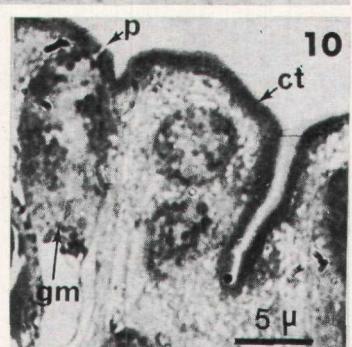
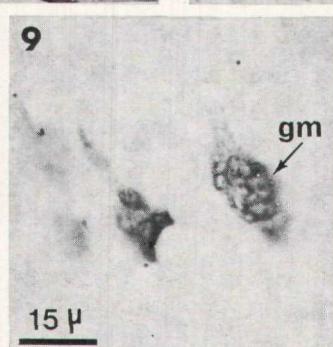
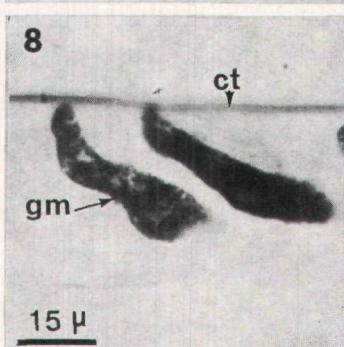
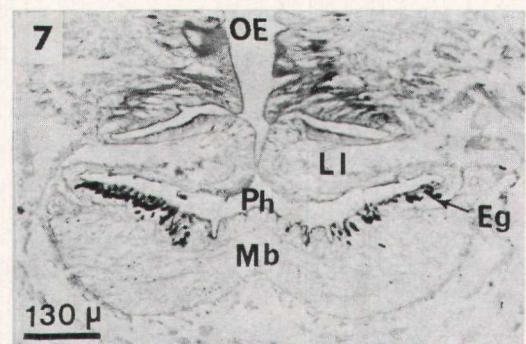
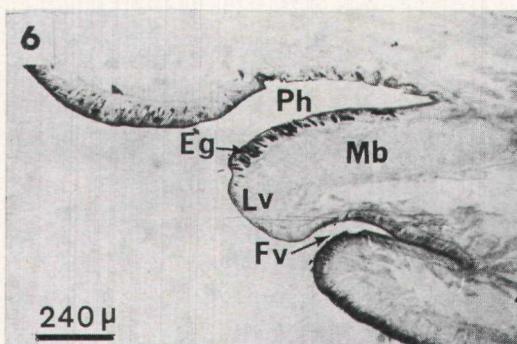
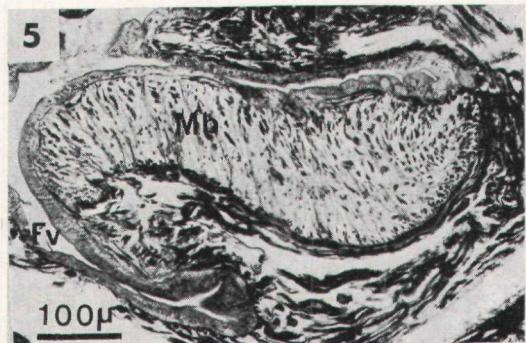
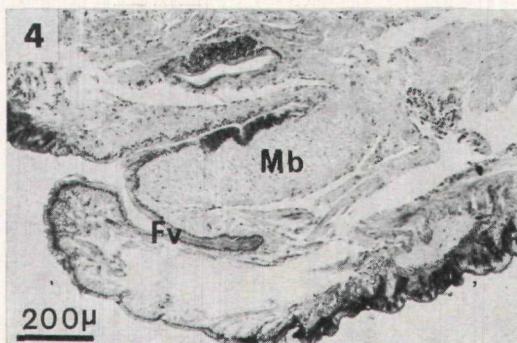
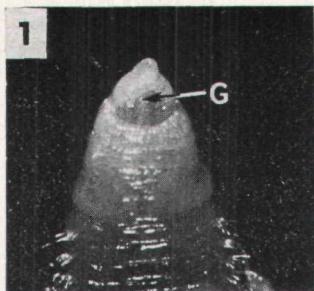
Deux points méritent un développement particulier : la nature histochimique et la cytologie des glandes muqueuses et l'ultrastructure de la cuticule des différentes régions pharyngiennes.

III - Étude histochimique des glandes muqueuses de la région buccale (Planche I ; tableau 1)

Les colorations histologiques telles que le trichrome de Prenant et l'azan selon Heidenhain montrent l'absence de glandes séreuses et la présence de différentes glandes muqueuses dans l'épithélium du diver-

PLANCHE I

1 à 3 : anatomic de la région antérieure du corps *d'Audouinia tentaculata* (vues ventrales). 1 : stomodeum rentré — 2 : en cours de sortie — 3 : sorti. 4 à 12 : histologie et histochimie de la région antérieure du tube digestif ; 4 à 6 : coupes parasaïgittales — 7 à 12 : coupes transversales — 4 : fuchsine ; paraldéhyde-hématoxyline de Groat — 5 : trichrome de Prenant — 6, 8, 11 et 12 : réaction de Spicer — 7 : réaction de Ravetto — 9 : méthylation réversible suivie de la réaction de Spicer — 10 : coupe semi-fine colorée au bleu de toluidine.
 et : cuticule ; Eg : épithélium glandulaire ; Fd : fente dorsale ; Fv : fente ventrale ; gl : glande muqueuse d'une lèvre latérale ; gm : glande muqueuse pharyngienne ; L_l : lèvre latérale ; L_v : lèvre ventrale ; Mb : bulbe musculeux ; m 1 et m 2 : mucocytes œsophagiens ; CE œsophage ; p : pore ; Ph : diverticule pharyngien.



ticule pharyngien, les lèvres latérales et l'œsophage. Les résultats des techniques histochimiques de caractérisation des mucus, résumés dans le tableau 1, appellent quelques commentaires.

TABLEAU 1
Etude histochimique des glandes muqueuses du stomodeum
d'Audouinia tentaculata.

Colorations et réactions	Diverticule pharyngien	Lèvres latérales	Œsophage	
			m1	m 2
<i>Colorations histologiques</i>				
Trichrome de Prenant	vert	vert		vert
Azan	bleu	bleu		bleu
<i>Réactions des polysaccharides</i>				
PAS	ε	ε		ε
Fuchsine paraldéhyde	++	ε		o
Bleu toluidine pH 4,6 (Lison 1960)	méta ++	méta ++		méta ++
Azur A pH 3,5	méta ++	méta +		méta ++
Azur A pH 1,5 (Lillie, 1954 ; Spicer 1960)	méta ++	o		ε
Bleu alcian pH 2,6 (Mowry, 1960)	++	++		++
Bleu alcian pH 0,5 (Lev et Spicer, 1964)	++	?	+	o
Phtalocyanines (Ravetto, 1964)	grains turquoise	jaune	turquoise	jaune
Diamines-bleu alcian (D-BA) (Spicer 1965)	grains violet, trame turquoise	turquoise	violet	turquoise
Methyl. 22 h. à 60°C ; D-BA	o	o	o	o
Methyl., KOH ; D-BA	grains o, trame turquoise	turquoise	o	turquoise
Neuraminidase 50 U/ml 12 h. à 37°C ; D-BA	grains violet, trame turquoise	turquoise	violet	turquoise
Hydrolyse acide (Quintarelli, 1960) 27 h. à 70°C ; D-BA	»	»	»	»
Hvaluronidase 60 U/ml 6 h. à 37°C ; D-BA	»	»	»	»
β - glucuronidase 50 U/ml 48 h à 37°C précédée de ac. périodique 30' ; D-BA	turquoise	?	?	?
Conclusions	grains de sulfomucines dans une trame de mucus carboxylés	mucus carboxylés	m1 mucus sulfatés m2 mucus carboxylés	

Les glandes muqueuses pharyngiennes (Planche I, 4 à 10) sont des cellules glandulaires épithéliales, à noyau peu visible, dont la sécrétion abondante est émise par un pore de la cuticule (Planche I, 10). Le mucus présente des caractéristiques de mucopolysaccharides très acides.; cependant, après usage de la technique de différenciation de Spicer aux diamines bleu Alcian, la sécrétion paraît formée de deux composants, des grains ou masses colorés par les diamines en violet-noir sur une trame turquoise (Planche I, 8). Après méthylation réversible, la colorabilité des grains est abolie, tandis que la trame se colore de nouveau par le bleu Alcian (Planche I, 9). On peut donc penser que la sécrétion est mixte, formée de grains de sulfomucines sur une trame de mucus carboxylé.

Différents tests de digestion enzymatique et d'hydrolyse ont été appliqués avant la réaction de Spicer pour préciser la nature du mucus

carboxylé de la trame ; la colorabilité par le bleu Alcian à pH 2,5 n'est pas abolie par une digestion préalable par la neuraminidase et par l'hydrolyse acide de Quintarelli ; il semble donc qu'il ne s'agisse pas de sialomucines ou bien qu'on soit en présence de sialomucines spécialement résistantes aux enzymes (Warren et Spicer, 1961). La hyaluronidase ne produit aucun effet. Par contre, la digestion par la β -glucuronidase, précédée ou non d'hydrolyse à l'acide peracétique (Fullmer, 1959), n'abolit pas la colorabilité de la trame par le bleu Alcian mais détruit la colorabilité des grains par les diamines, résultat qui suppose soit la possibilité d'action de l'enzyme sur les sulfomucines, soit la présence d'impuretés telles que la chondromucinase dans l'échantillon enzymatique utilisé. De tels résultats sont à rapprocher de ceux obtenus par Richards (1974) sur les glandes muqueuses métachromatiques du tégument des Oligochètes dont le mucus carboxylé est résistant aux tests enzymatiques.

Les *glandes muqueuses des lèvres latérales* (Planche I, 11) sont peu nombreuses et situées aux extrémités des lèvres se faisant face. Elles présentent des caractéristiques de mucus carboxylé résistant aux digestions enzymatiques.

Les *mucocytes œsophagiens* (Planche I, 12) sont répartis entre les cellules ciliées de la gouttière ventrale du prostomium et de l'épithélium œsophagien. On peut en distinguer deux catégories : les uns volumineux mais rares (m 1) répondent aux tests des sulfomucines et se colorent en violet par les diamines, les autres, plus nombreux (m 2) et plus minces, prennent les phthalocyanines à pH 2,5 dans la réaction de Spicer et dans celle de Ravetto ; ils peuvent donc être classés dans les mucus carboxylés bien qu'ils se montrent résistants aux différentes digestions enzymatiques.

IV - Observations en microscopie électronique

Deux points ont retenu l'attention : la structure de la cuticule stomodéale comparée à la cuticule du corps et la cytologie des glandes muqueuses.

A) Cuticule du corps (Planche II, 1).

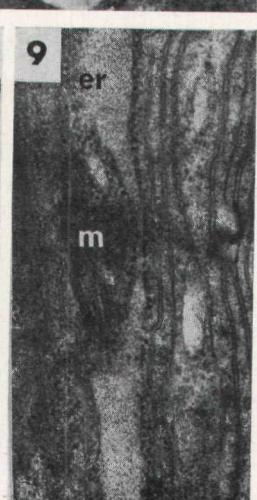
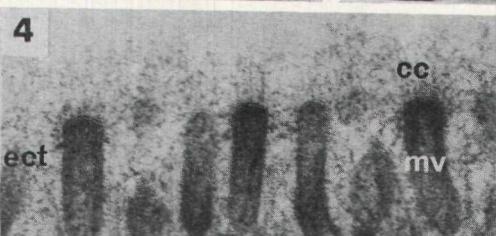
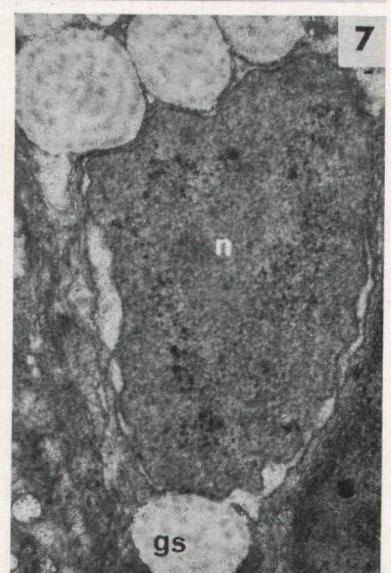
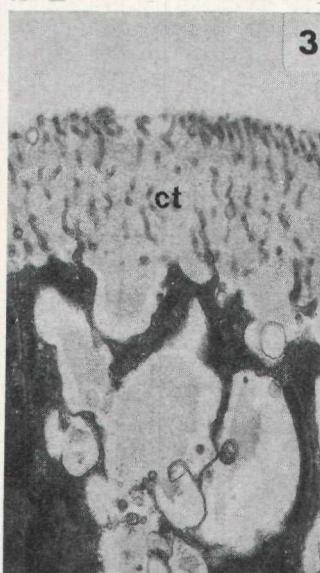
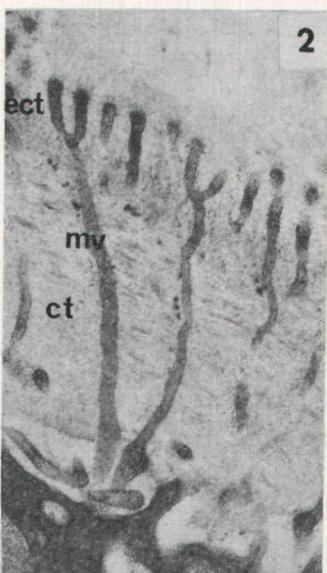
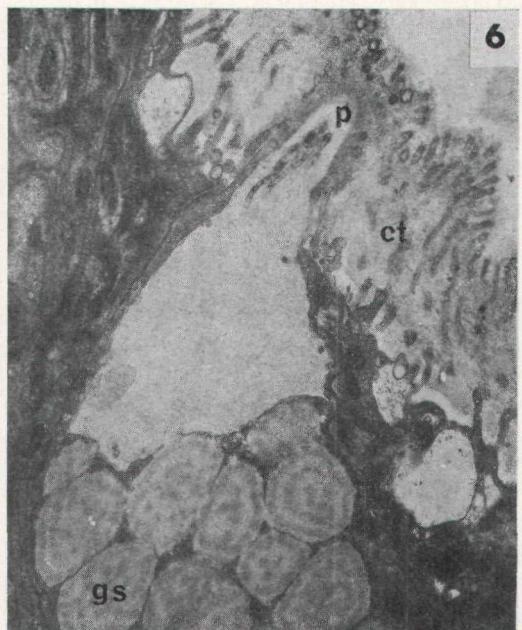
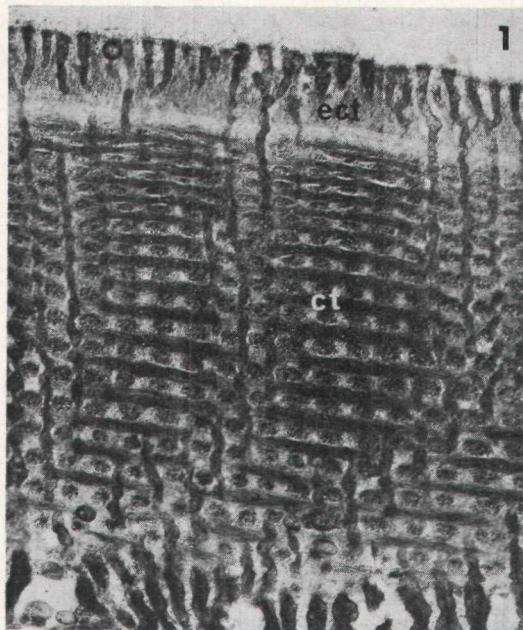
Elle présente une structure typique de cuticule annélidienne (Boilly, 1967 ; Michel, 1969 ; Bantz et Michel, 1971). Elle est composée de deux régions distinctes : la *cuticule* proprement dite (3 μm), formée de strates de fibres collagènes alternant à angle droit, noyées dans une matrice claire, et traversée des microvillosités épithéliales dont les extrémités apicales, souvent bifurquées, forment l'*épicuticule* (0,6 μm). L'apex des microvillosités porte un revêtement filamenteux ou « cell-coat ».

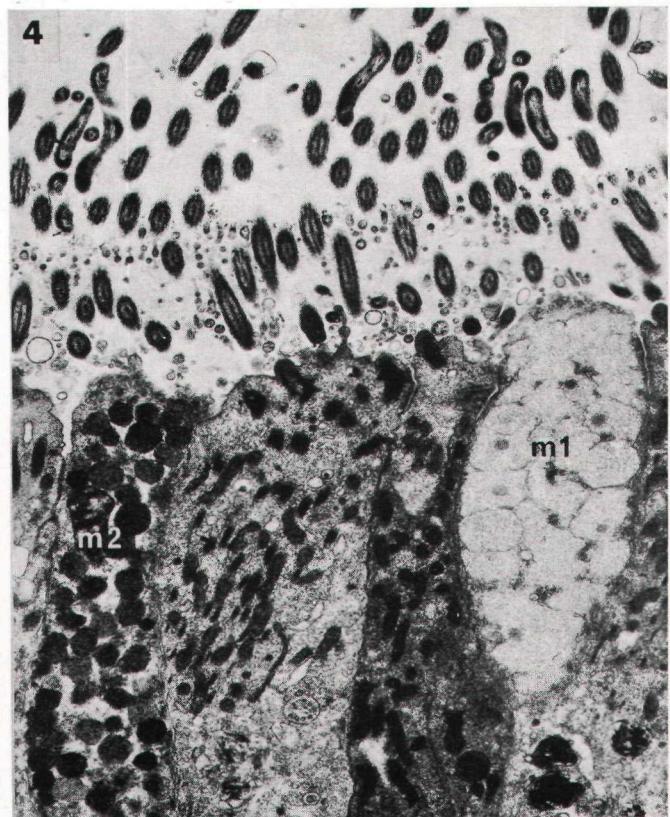
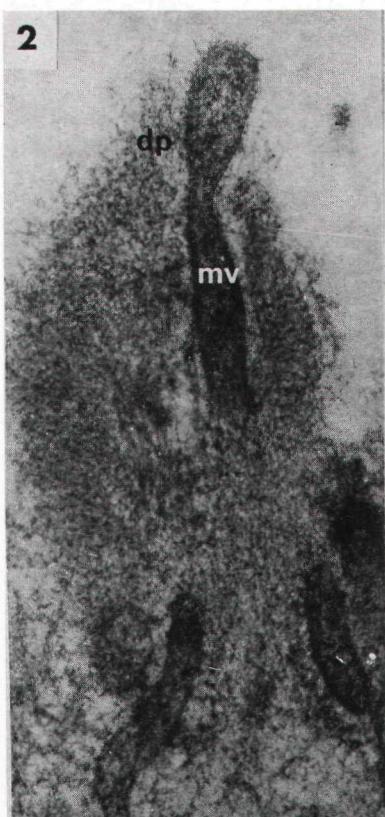
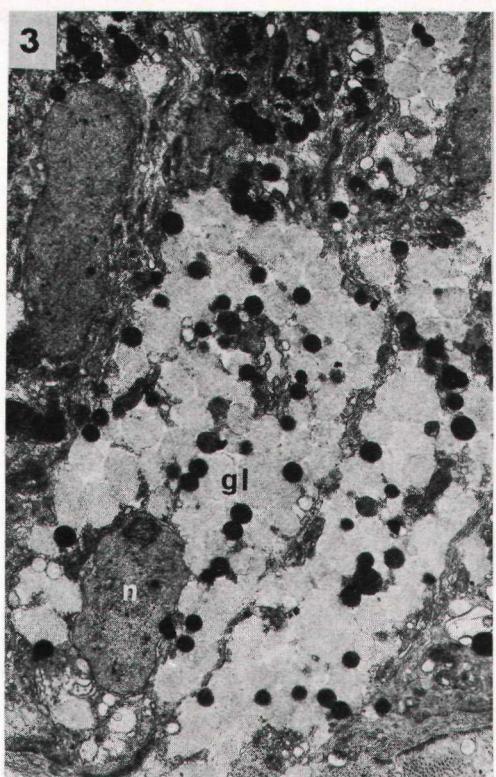
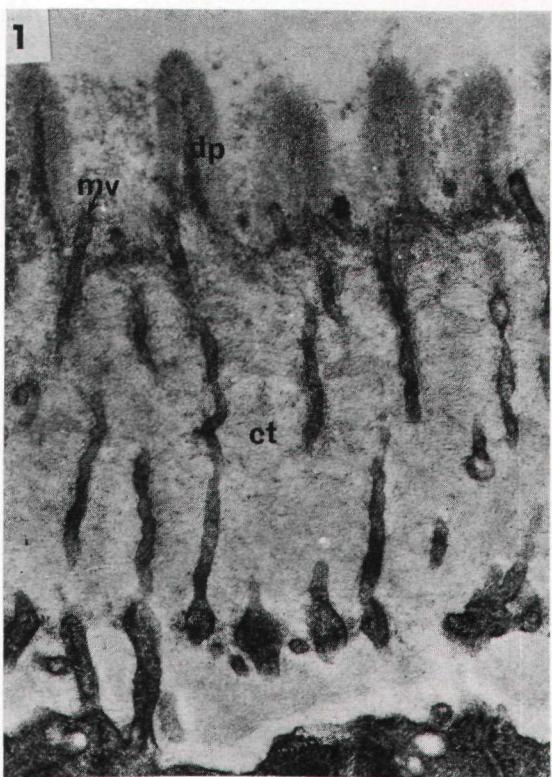
PLANCHE II

Observations au microscope électronique de la cuticule du corps et de la région pharyngienne chez *Audouinia tentaculata*.

1 : cuticule du corps x 18.200 — 2, 4 et 5 : cuticule de l'épithélium pharyngien, 2 x 25.000, 4 et 5 x 68.000 — 3 : cuticule de la face ventrale des lèvres latérales x 9.000 — 6 à 9 : cellule glandulaire muqueuse du pharynx, 6 et 7 x 15.000, 8 x 22.000, 9 x 38.000.

et : cuticule ; ce : cell-coat ; ect : épicuticule ; er : reticulum endoplasmique granuleux ; gs : grain de sécrétion ; m : mitochondries ; mv : microvillosités ; n : noyau ; p : pore.





B) Cuticule et glandes de l'épithélium du diverticule pharyngien.

Recouvert d'une cuticule moins épaisse que celle du corps (2 μm), il comporte des cellules épithéliales pigmentaires et des glandes muqueuses.

1) *Cuticule* (que nous désignons comme type 1) (Fig. 2, 3 e ; Planche II).

Bien qu'elle se colore en histologie photonique, comme la cuticule du corps, par la picrofuchsine de Van Gieson (colorant signalétique du collagène), elle présente des différences importantes. La cuticule proprement dite (1,5 μm) (Planche II, 2) est composée principalement d'une matrice amorphe ; les strates de fibres sont lâches et formées de fines fibrilles ; elles ne sont donc visibles qu'à fort grossissement (Planche II, 5). Les nombreuses microvillosités épithéliales bifurquent fréquemment dans l'épicuticule (0,5 μm) (Planche II, 2) et portent un abondant « cell-coat » ; la cuticule est interrompue par les pores des glandes muqueuses (Planche II, 6). La matrice cuticulaire se prolonge dans la région apicale des cellules épithéliales par des amas de substance peu dense aux électrons (Planche II, 3) ; on peut donc penser que la cuticule est sécrétée par ces cellules, ce qui permettrait un renouvellement fréquent en cas d'usure et une grande souplesse lors des mouvements de l'organe buccal.

Ce même type de cuticule (type 1) couvre l'épithélium pharyngien, la face ventrale des lèvres latérales et la courte zone de jonction entre les lèvres et l'œsophage, alors que la face dorsale des lèvres porte une cuticule de structure différente (type 2, Fig. 2, 3 e).

2) *Glandes muqueuses.*

Chez des Annélides conservées à jeun, ces glandes apparaissent en fin de cycle sécrétoire ; elles sont remplies de sécrétion qu'elles déversent par un pore cuticulaire (Planche I, 10 ; II, 6). Chaque glande s'étend sur toute la hauteur de l'épithélium ; la membrane plasmique latérale est liée sous la cuticule aux cellules épithéliales voisines par une *zonula adhaerens* suivie d'un desmosome cloisonné. La sécrétion se présente sous forme de grains entourés d'une membrane et dont le contenu hétérogène montre des « cordons » de matériel fibreux dense aux électrons englobés dans une substance claire. A l'apex et souvent même dans la région médiane de la cellule, les grains éclatent et libèrent une substance peu dense et

PLANCHE III

Observations au microscope électronique des lèvres latérales et de l'œsophage *d'Audouinia tentaculata*.

1 et 2 : cuticule de la face dorsale des lèvres latérales, 1 x 30.000, 2 x 90.000
 — 3 : glande muqueuse des lèvres latérales x 8.000 — 4 : région antérieure de l'œsophage x 9.000.

et : cuticule ; dp : denticule plumeux ; gl : glande muqueuse ; m 1 et m 2 : les deux types de mucocytes œsophagiens ; n : noyau.

finement fibrillaire qui est ensuite émise à travers le pore. Ces grains correspondent vraisemblablement aux grains de sulfomucines colorés par les diamines en microscopie photonique.

Le tiers basai de la cellule contient le noyau, présentant des signes de vieillissement (Planche II, 7) ; la chromatine est finement granuleuse et le nucléole n'est pas visible. L'espace périnucléaire est souvent dilaté et paraît contenir du matériel sécrété entre les deux feuillets de la double membrane qui communique alors avec les grains de sécrétion proches. Le reticulum endoplasmique granulaire est rarement visible (Planche II, 8) ; les cisternae dilatées paraissent contenir de la sécrétion ; souvent, la base effilée de la cellule renferme une énorme cisterna, limitée par la membrane portant les ribosomes et contenant une masse finement granuleuse (Planche II, 9). L'appareil de Golgi paraît absent à ce stade, quelques mitochondries sont refoulées contre la membrane cellulaire. Bien que cette description corresponde à une fin de cycle sécrétoire, il n'a pas été possible d'observer de jeunes cellules glandulaires ou des cellules de remplacement.

Ces aspects des cellules glandulaires permettent une comparaison avec les cellules muqueuses métachromatiques tégumentaires des Lumbricidés étudiés par Richards (1975) où l'auteur décrit des grains de sécrétion hétérogènes dont l'élaboration est liée à la dégénérescence du reticulum endoplasmique granulaire, de l'appareil de Golgi et du noyau dont l'espace périnucléaire dilaté est envahi par la sécrétion ; cependant, cet auteur note la présence de cellules jeunes ou de remplacement. Bien que les grains de sécrétion à structure hétérogène présentent une ressemblance avec la sécrétion des glandes à sulfomucines des papilles de la trompe de *Notomastus latericeus* (Michel, 1972), le processus de sécrétion est très différent ; en effet, chez ce Polychète, la sécrétion est élaborée au niveau de l'appareil de Golgi hypertrophié qui envahit toute la région médiane de la cellule.

C) Cuticule et glandes des lèvres latérales (Fig. 2, e ; Planche III).

1) Cuticule (Fig. 2, 3 e).

La cuticule pharyngienne (type 1) s'étend à la face ventrale des lèvres latérales et à leurs extrémités se faisant face ainsi qu'à une courte zone de jonction entre les lèvres et l'œsophage.

La cuticule de la face des lèvres (type 2) présente une structure différente : la *cuticule* proprement dite est pratiquement dépourvue de faisceaux de fibres et présente seulement de fines fibrilles, noyées dans la matrice amorphe ; les microvillosités sont moins nombreuses que dans la cuticule de type pharyngien. L'*épicuticule* présente une différenciation tout à fait particulière ; sa surface est hérissée de « denticules » plumeux, expansions d'environ 0,7 µm de hauteur composées d'un axe fibreux recouvert d'un revêtement filamentueux touffu. (Le terme « denticule » est emprunté à l'étude de Jouin, 1978, sur la cuticule stomodéale de l'Archiannélide *Protodrilus*). Les microvillosités y pénètrent parfois (Planche III, 2) et sont alors plus longues que les microvillosités libres dont

l'apex porte le cell-coat. Il n'a pas été possible d'observer les rapports entre la membrane des microvilloités et les filaments de revêtement des denticules.

2) *Glandes muqueuses* (Planche III, 3).

Ces glandes sécrétant un mucus carboxylé sont peu nombreuses. Elles sont situées dans l'épithélium des faces ventrale et latérale des lèvres dont elles occupent toute la hauteur. Elles contiennent de gros grains clairs peu denses aux électrons ainsi que de petits grains beaucoup plus denses, sans qu'il soit possible de dire s'il s'agit de deux états différents de la même sécrétion ou de deux substances différentes. Le noyau basai présente un nucléole net ; l'appareil de Golgi est souvent très développé dans la région supra-nucléaire et les grains de sécrétion paraissent se former à partir des vésicules golgiennes. La sécrétion est émise par un pore cuticulaire.

D) *Œsophage* (Planche III, 4).

La cuticule des lèvres de type pharyngien (1) (Fig. 3, e) se retrouve sur une courte surface à la jonction des lèvres et de l'œsophage. Lorsque les cils œsophagiens apparaissent, ils traversent encore une couche amorphe, épaisse de 2 µm, qui semble être un prolongement de la matrice de la cuticule des lèvres. Les microvilloités épithéliales se terminent librement à la surface de cette couche.

Les deux types de mucocytes décrits en microscopie photonique sont reconnaissables à leur aspect. Les mucocytes à sulfomucines (m 1) ont un corps dilaté et contiennent des grains de sécrétion volumineux, à contenu finement fibrillaire ; les mucocytes à mucus carboxylé (m 2) sont plus effilés et contiennent des grains de sécrétion plus petits et denses.

DISCUSSION - CONCLUSION

Cette étude a permis de décrire la structure du stomodeum d'*Audouinia tentaculata* et particulièrement du diverticule pharyngien ventral.

Le pharynx et les lèvres latérales sont couverts d'une cuticule très diversifiée par rapport à celle du corps dont elle n'atteint que la moitié de l'épaisseur et dont elle diffère par la pauvreté en fibres collagènes dans son ensemble. Il faut noter la structure particulière de la surface cuticulaire de la face dorsale des lèvres latérales qui porte des « denticules » plumeux de structure semblable aux « denticules » décrits par Jouin (1978) dans le revêtement de l'invasion médiane du stomodeum d'un Archiannelide. Cet auteur leur attribue un rôle de protection pour une région cuticulaire exposée aux frictions dans les mouvements d'évagination du stomodeum ;

or, chez *Audouinia*, la face dorsale des lèvres latérales entre en contact la première avec le sédiment lors de l'évagination de l'appareil buccal et sa cuticule est donc sujette à une usure rapide.

Toute cette région du vestibule buccal est pourvue de cellules muqueuses ; les plus visibles sont les glandes muqueuses pharygiennes dont l'abondant mucus peut jouer un rôle agglutinant dans la capture de particules alimentaires lors des mouvements de sortie puis de succion exercés par la « trompe ventrale ». Dès 1916, Flattely signale qu'une sélection des particules nutritives a lieu à l'extérieur du corps et que l'Annélide ne se nourrit pas en faisant passer du sable dans son tube digestif mais effectue un mouvement de succion permettant seulement l'entrée des plus fines particules. En effet, les fèces sont peu abondantes par rapport à la taille de l'Annélide et composées de très fines particules sédimentaires et de déchets. Il semble bien que les mouvements combinés du bulbe pharyngien et du prostomium permettent succion et aspiration ; les lèvres latérales oblitérant presque complètement la lumière buccale entre le pharynx et l'œsophage pourraient avoir pour fonction d'empêcher l'entrée dans le tube digestif des grosses particules. Le rôle éventuel, dans la prise de nourriture des filaments tentaculaires (fixés sur la région dorsale aux alentours du sixième segment séti-gère) est tenu pour négligeable par Binard et Jeener (1928) qui les considèrent comme des palpes modifiés n'ayant plus de fonction dans la prise de nourriture (Jeener, 1932).

Le *diverticule pharyngien* ventral exsertile peut être comparé à une langue puisqu'il se caractérise par la présence du muscle bulbaire (recouvert de son épithélium glandulaire), mû par des muscles protracteurs et rétracteurs permettant des mouvements fréquents de l'organe. Dans son étude sur le développement larvaire d'*Audouinia*, Wilson (1936) note que, chez la jeune larve récemment métamorphosée (8 à 13 jours), l'organe buccal est volumineux et souvent sorti, ressemblant à celui d'un Térébellidé. Dales (1962), rappelons-le, qualifie du terme de « langue » le bulbe exsertile des Cirratulidae en comparant sa structure au bulbe des Archiannélides.

La structure du diverticule pharyngien d'*Audouinia* le rapproche du bulbe pharyngien décrit par Wilfert chez les familles voisines des Ctenodrilidae (1973) et des Flabelligeridae (1975). Chez *Ctenodrilus*, il semble que le pharynx ventral soit plus nettement séparé de l'œsophage et que le muscle bulbaire soit plus structuré puisque l'auteur a pu décrire un système de lamelles musculaires empilées, ressemblant à la structure bulbaire des Archiannélides.

Qu'il s'agisse d'ailleurs de Flabelligeridae ou de Cirratulidae, nous avons affaire à des familles en situation ambiguë dans les catégories phylogéniques proposées par Dales à partir de l'examen du stomodeum, catégories remises en cause par Orrhage. De cette structure si discutée, *Audouinia*, avec son bulbe musculeux recouvert par un épithélium cuticularisé mais en même temps glandulaire, offre un nouvel exemple original.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BANTZ, M. et MICHEL, c, 1971. — Revêtement cuticulaire de la gaine de la trompe de *Glycera convoluta* Keferstein (Annélide Polychète). *Z. Zellforsch. Mikr. Anat.*, 118, pp. 221-242.
- BINARD, A. et JEENER, R., 1928. — Morphologie du lobe préoral des polychètes. *Rec. Inst. Zool. Torley-Rousseau*, 2, pp. 117-240.
- BOILLY, B., 1967. — Contribution à l'étude ultrastructurale de la cuticule épidermique et pharyngienne chez une Annélide Polychète (*Syllis arnica* Quatrefages). *J. Micr.*, 6, pp. 469-484.
- DALES, R.P., 1962. — The polychaete stomodeum and the interrelationships of the families of Polychaeta. *Proc. Zool. Soc. London*, 139, pp. 389-428.
- FLATTELY, F.W., 1916. — Notes on ecology of *Cirratulus (Audouinia) tentaculatus* (Montagu). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 11, pp. 60-70.
- FULLMER, H.M., 1960. — Effect of peracetic acid on the enzymatic digestion of various mucopolysaccharides : reversal of the PAS staining reaction of mucin. *J. Histochem. Cytochem.*, 8, pp. 113-121.
- GANTER, P. et JOLLES, G., 1970. — Histochemistry normale et pathologique, éd. Gauthier-Villars, Paris.
- JEENER, R., 1932. — Evolution morphologique et fonctionnelle du stomodeum des polychètes. *Rec. Inst. Zool. Torley-Rousseau*, 4, pp. 5-30.
- JOUIN, C., 1978. — Anatomical and ultrastructural study of the pharyngeal bulb in *Protodrilus* (Polychaeta, Archiannelida). II. The stomodeal epithelium and its cuticle. *Tissue and Cell*, 10 (2), pp. 289-301.
- MICHEL, c, 1969. — Ultrastructure et histo chimie de la cuticule pharyngienne chez *Eulalia viridis* Müllier (Annélide Polychète Errante, Phyllodocidae). Etude de ses rapports avec l'épithélium sous-jacent dans le cycle digestif. *Z. Zellforsch. Mikr. Anat.*, 98, pp. 54-73.
- MICHEL, c, 1972. — Etude ultrastructurale et histo chimique des papilles de la gaine de la trompe de *Xotomastus latericeus* Sars (Annélide Polychète Sédentaire). *Z. Zellforsch. Mikr. Anat.*, 128, pp. 482-503.
- ORRHAGE, L., 1964. — Anatomische und morphologische Studien über die Polychaetenfamilien, Spionidae, Disomidae und Poecilochaetidae. *Zool. Bidr. Uppsala*, 36, pp. 335-402.
- ORRHAGE, L., 1973. — Two fundamental requirements for phylogenetic-scientific works as a back ground for an analysis of Dale's (1962) and Webb's (1969) Theories. *Z. zool. Syst. Evolut.-forsch.*, 11, pp. 161-173.
- REYNOLDS, E.S., 1963. — The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.*, 17, pp. 208-212.
- RICHARDS, K.S., 1974. — The histochemistry of the metachromatic mucous cells of some lumbricids (Annelida : Oligochaeta). *Ann. Histochem.*, 19, pp. 188-197.
- RICHARDS, K.S., 1975. — The ultrastructure of the metachromatic mucous cells of some British lumbricids (Annelida). *J. Zool. London*, 177, pp. 233-246.
- RIEGER, R.M. et RIEGER, G.E., 1975. — Fine structure of the pharyngeal bulb in *Trilobodrilus* and its phylogenetic significance within archiannelida. *Tissue and Cell*, 7, pp. 267-279.
- SPIES, R.B., 1975. — Structure and function of the head in flabelligerid polychaetes. *J. Morph.*, 147, pp. 187-208.

- WARREN, L. et SPICER, s.s., 1961. — Biochemical and histochemical identification of sialic acid containing mucins of rodent vagina and salivary glands. *J. Histochem. Cytochem.*, 9, pp. 400-408.
- WILFERT, M., 1973. — Ein Beitrag zur Morphologie, Biologie und systematischen Stellung des Polychaeten *Ctenodrilus serratus*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 25, pp. 332-346.
- WILFERT, M., 1975. — Nachweis eines Pharynxbulbus bei Polychaeten aus der Familie Flabelligeridae. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 27, pp. 313-323.
- WILSON, D.P., 1936. — The development of *Audouinia tentaculata* (Montagu). *J. mar. biol. Ass. U.K.* 1, 20, pp. 567-579.