

SUR LA RÉGÉNÉRATION D'UN INTESTIN DANS LA ZONE PHARYNGIENNE CHEZ *SYLLIS AMICA* QUATREFAGES (ANNÉLIDE POLYCHÈTE).

par

Benoni Boilly

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Lille
et Institut de Biologie maritime et régionale de Wimereux (Pas-de-Calais).

Résumé

L'étude histologique et ultrastructurale de la régénération caudale dans la zone pharyngienne chez *Syllis amica* Quatrefages montre qu'un tissu d'origine ectodermique (l'épithélium pharyngien) est capable de différencier un épithélium digestif morphologiquement et très probablement physiologiquement identique à celui de l'intestin endodermique. Les potentialités histogénétiques de l'ectoderme ne semblent donc pas uniquement limitées à la reconstitution des structures ectoneurales du régénérat.

En outre, cette étude confirme l'indépendance des feuillets impliqués dans l'édification du blastème et l'absence de migration intersegmentaire de cellules de régénération, observées précédemment.

INTRODUCTION.

L'étude expérimentale et histologique de la régénération postérieure chez *Syllis amica* Q. nous a permis de montrer que les cellules qui assurent l'édification du blastème proviennent du segment précédant immédiatement la section, chaque feuillet ancien étant à l'origine du feuillet néoformé correspondant (Boilly, 1962 a et b). Nous nous sommes proposé d'apprécier la spécificité de chacun des trois feuillets intéressés dans la régénération par élimination ou remplacement électif de l'un d'entre eux. Nous rapporterons dans cette note les résultats relatifs à la régénération caudale de vers dans lesquels une structure d'origine ectomésodermique (le pharynx) se trouve impliquée dans les processus régénérateurs à la place d'un matériel d'origine endomésodermique (l'intestin) et en l'absence complète de tissu endodermique.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES.

1. Matériel.

Nous rappellerons que la paroi du tube digestif des Annélides Polychètes est constituée par un épithélium monostratifié recouvert

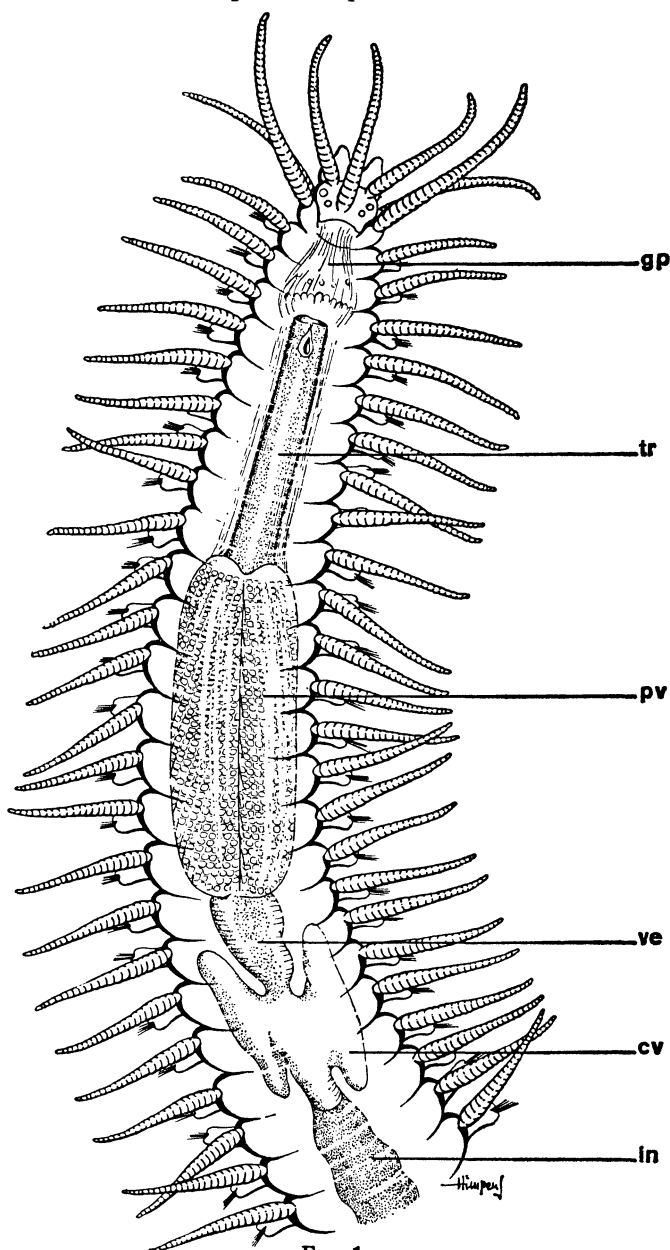


FIG. 1

Partie antérieure de *Syllis amica* Quatrefages ; cv : cæcum ventriculaire ; gp : gaine pharyngienne ; in : intestin ; pv : proventricule ; tr : trompe ; ve : ventricule.

par deux couches de fibres musculaires (longitudinales et circulaires) et limitée extérieurement par un feuillet coelomique mince, la splanchnopleure. L'origine embryologique de l'épithélium interne permet de distinguer trois régions dans le tube digestif : une région antérieure (stomodeum) et une région postérieure (proctodeum) formées par invagination de l'ectoderme, une région moyenne (entéron) dérivée de l'endoderme.

Chez les Syllidiens, le stomodeum constitue un pharynx très différencié comprenant d'avant en arrière les formations suivantes : la gaine pharyngienne, la trompe, le proventricule, le ventricule (Fig. 1) ; toutes proviennent de la transformation du pharynx larvaire issu de l'invagination stomodéale (Malaquin, 1893 ; Pierantoni, 1903 ; Herpin, 1926 ; Allen, 1964). L'entéron est représenté par un intestin moniliforme qui prend naissance immédiatement après le ventricule et débouche à l'extérieur par l'anus au niveau d'une très courte invagination proctodéale.

Le matériel utilisé (*Syllis amica* Quatrefages) a été récolté dans les schistes de la station de Nacqueville près de Cherbourg.

2. Techniques.

Les vers ont été sectionnés transversalement au niveau de la trompe ou du proventricule (Fig. 2) ; le tronçon antérieur ainsi isolé (de 7 à 18 segments) ne comporte donc pas de tissu d'origine endodermique.

Dans certains cas (section dans le proventricule en particulier), il est indispensable de réduire la longueur de la portion de pharynx qui sera isolée dans le tronçon antérieur ; on pratique alors une ablation élective de la moitié ou des trois quarts postérieurs de la trompe ou du proventricule (Fig. 2). Cette opération est effectuée généralement deux jours avant la section, suivant la technique de Durchon (1959) ; elle permet d'éviter l'extrusion du pharynx sectionné et donc d'assurer une cicatrisation rapide, condition indispensable à la survie prolongée du tronçon.

L'élevage des vers, l'étude histologique et ultrastructurale ont été conduits comme précédemment (Boilly, 1962 b, 1965).

RÉSULTATS.

1. Observations in vivo.

a) Section au niveau de la trompe (Fig. 2, a).

L'amputation entraîne la rétraction de la trompe à l'intérieur du tronçon ; elle est suivie de la fermeture de la plaie par contraction des fibres musculaires circulaires du front de section. 48 heures après l'opération, la cicatrisation semble terminée ; un important massif de couleur jaune se constitue entre la trompe et le front de section.

Dès le quatrième jour apparaît un petit blastème ; à l'extrémité sectionnée de la trompe se forme un cône orangé dont la pointe est dirigée vers la zone en néoformation. Le blastème s'accroît et, neuf

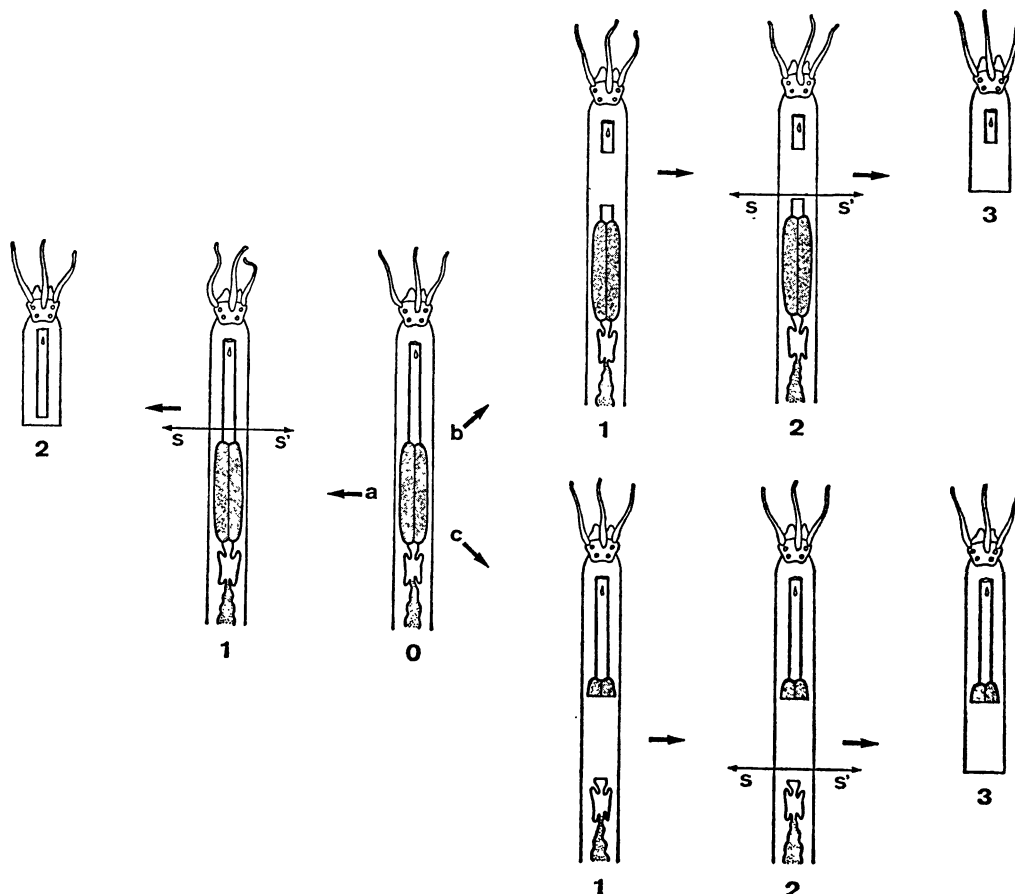


FIG. 2

Schéma représentant les expériences effectuées.

Les lettres (a, b, c) indiquent les trois types d'expériences ; les chiffres (0, 1, 2, 3) désignent les différentes phases opératoires (en 0 : *S. amica* intact).
a : section transversale au niveau de la trompe.

En 1 : section transversale du ver suivant SS ; en 2 : tronçon antérieur isolé.

b : section transversale dans la zone ayant contenu la trompe, après ablation partielle de celle-ci.

En 1 : ablation partielle de la trompe ; en 2 : section transversale suivant SS ; en 3 : tronçon antérieur isolé.

c : section transversale dans la zone proventriculaire, après ablation partielle du proventricule.

En 1 : ablation partielle du proventricule ; en 2 : section transversale suivant SS ; en 3 : tronçon antérieur isolé.

jours en moyenne après la section, les cirres anaux apparaissent ; les segments se différencient ultérieurement (11 segments, en moyenne, régénérés 48 jours après la section). Le cône orangé devient grisâtre, se met en rapport avec l'extrémité du blastème et s'allonge à mesure

que le régénérat s'accroît. Cette formation ressemble à l'intestin (Pl. I, 1); elle représente le tube digestif du régénérat.

b) *Section dans la zone de la trompe ou du proventricule après réduction de la longueur du fragment de pharynx destiné à être isolé dans le tronçon antérieur* (Fig. 2, b et c).

Dans ces conditions, le massif jaune n'apparaît pas et le nombre de segments néoformés est beaucoup plus faible que dans le cas précédent (4 segments, en moyenne, 45 jours après la section). L'ébauche du tube digestif prend naissance à l'extrémité postérieure du pharynx sectionné et s'allonge en direction du blastème; vers le quinzième jour environ suivant l'amputation, elle atteint le front de section après avoir traversé la zone dépourvue de pharynx (sur une longueur allant jusqu'à 8 segments anciens) et pénètre dans le régénérat (Pl. I, 2). Le tube digestif néoformé est identique à celui observé dans l'expérience précédente.

2. Étude histologique (section au niveau de la trompe).

a) 24 heures après la section.

Les cellules épidermiques proches des bords de la plaie s'étirent et tendent à recouvrir les masses musculaires qui obstruent la cavité coelomique. L'épithélium interne de la trompe s'est légèrement rétracté sur l'épaisse cuticule qu'il recouvre.

b) 48 heures après la section.

Les cellules épidermiques obturent complètement l'extrémité du tronçon; la cicatrisation est terminée; les noyaux de l'épiderme cicatriciel augmentent de volume, le nucléole grossit, une zone périnucléolaire claire s'ébauche; d'autre part, le cytoplasme manifeste une légère basophilie. Les cellules de l'épithélium interne de la trompe, proches de la section, glissent sur la cuticule sous-jacente et assurent l'obturation de la trompe (Pl. I, 3); elles se reconnaissent facilement à la présence de nombreux granules pigmentaires dans leur cytoplasme; leurs noyaux commencent à présenter des signes d'activation analogues à ceux de l'épiderme cicatriciel. L'espace compris entre l'extrémité de la trompe (rétractée à l'intérieur du dernier segment) et le front de section est occupé par un important amas cellulaire, d'origine mésodermique; il correspond très probablement à la formation jaune observée sur le vivant. L'examen de coupes longitudinales axiales montre que ce massif est toujours en relation avec le feuillet coelomique péripharyngien; les cellules splanchnopleurales semblent « s'écouler » à partir de l'extrémité de la trompe sectionnée, elles sont fusiformes et orientées dans le sens du « courant » qui les entraîne vers le front de section. Le massif mésodermique est constitué aussi par un certain nombre de cellules provenant du feuillet coelomique pariétal de l'extrémité du dernier segment et, le cas échéant, du dernier dissépinement lorsqu'il est situé à proximité immédiate de la section (Pl. II, 3 et 4).

c) 4 jours après la section.

Les cellules de l'épiderme cicatriciel, très activées, sont le siège de nombreuses mitoses. L'épithélium de la trompe s'évagine en direction de l'ébauche de blastème jusqu'à toucher l'épiderme cicatriciel, légèrement invaginé à ce niveau ; les cellules de l'évagination sont très activées et présentent toujours des granulations pigmentaires dans leur cytoplasme ; en outre, elles semblent différencier vers l'intérieur un réseau de membranes et s'organisent en un tissu d'aspect lacuneux (Pl. I, 4). Cette formation correspond sans doute au cône orangé observé *in vivo* et représenterait donc l'ébauche du tube digestif. Les cellules mésodermiques occupent l'extrémité du tronçon et sont réparties autour de l'évagination pharyngienne ; à proximité de la chaîne nerveuse, elles prennent un aspect « néoblastique ».

d) 9 jours après la section.

Le pygidium est différencié et l'anus percé. L'évagination pharyngienne s'est transformée en un tube dont la paroi est constituée par des cellules claires à petit noyau et cytoplasme lacuneux qui ressemblent beaucoup à celles de l'épithélium intestinal et se distinguent nettement des cellules de l'épithélium pharyngien auxquelles elles sont accolées (Pl. II, 1 et 2) ; elle est bordée extérieurement par une basale sur laquelle sont plaquées les cellules mésodermiques qui différencieront la musculature et la splanchnopleure du tube digestif néoformé.

La cuticule de la trompe s'est amincie et présente une surface irrégulière (Pl. II, 2) ; ces altérations sont d'autant plus importantes qu'elles concernent une zone plus proche du tube digestif néoformé.

3. Étude ultrastructurale du tube digestif néoformé.

Le tube digestif néoformé présente une ultrastructure identique à celle de l'intestin. Quatre couches cellulaires constituent sa paroi : la splanchnopleure, les deux couches de fibres musculaires circulaires et longitudinales, l'épithélium interne. Ce dernier est formé d'une assise de cellules cylindriques disposées radialement ; totalement dépourvu de cuticule, il est cilié et hérissé de très nombreuses microvillosités (Pl. III, 1). Deux types cellulaires s'y distinguent :

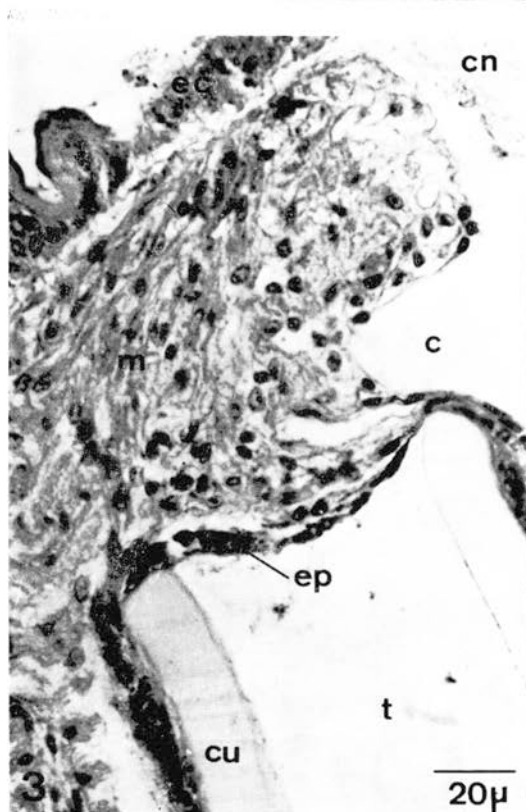
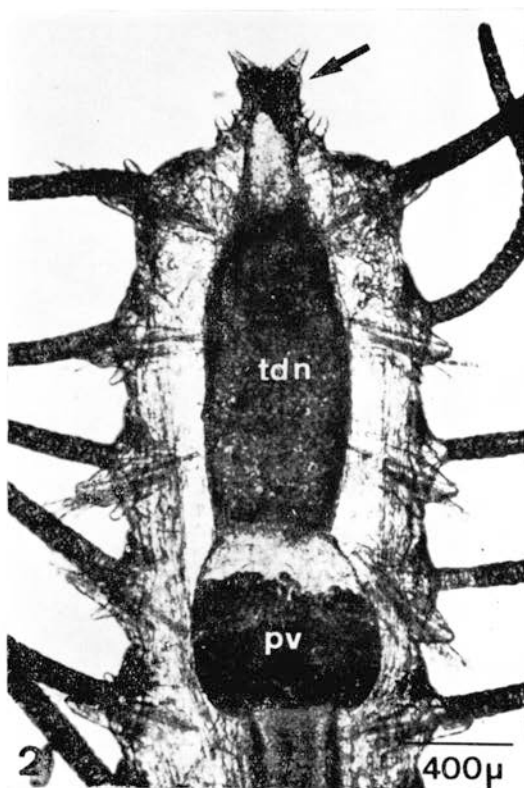
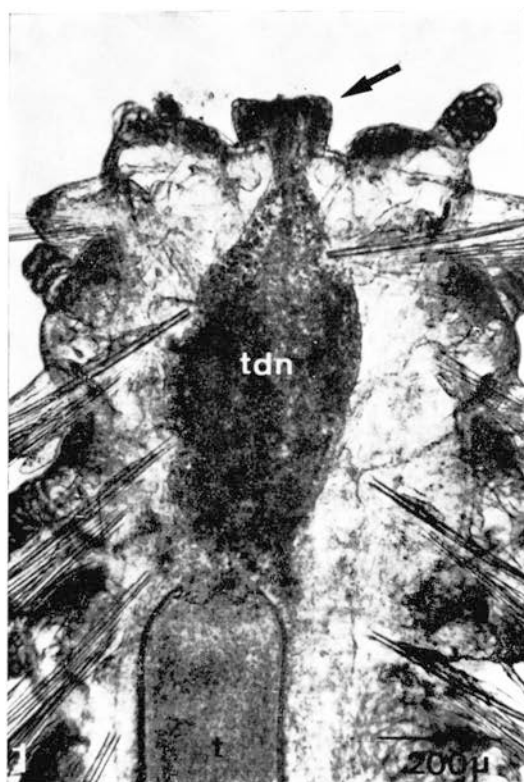
PLANCHE I

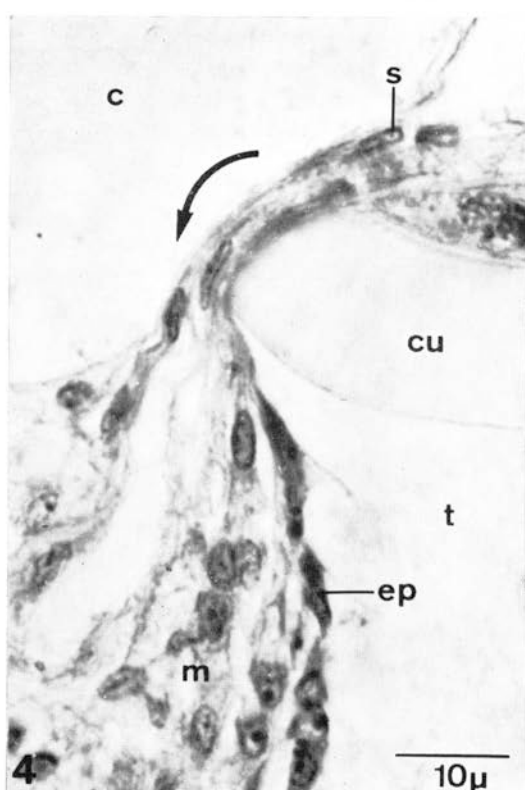
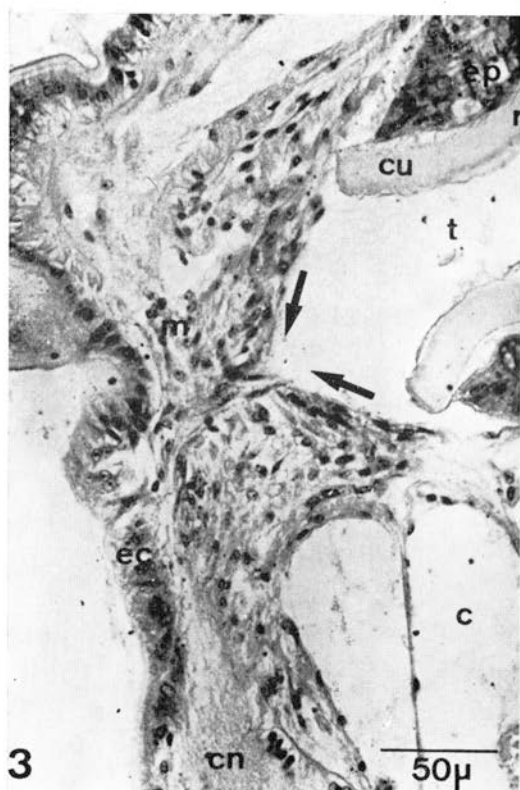
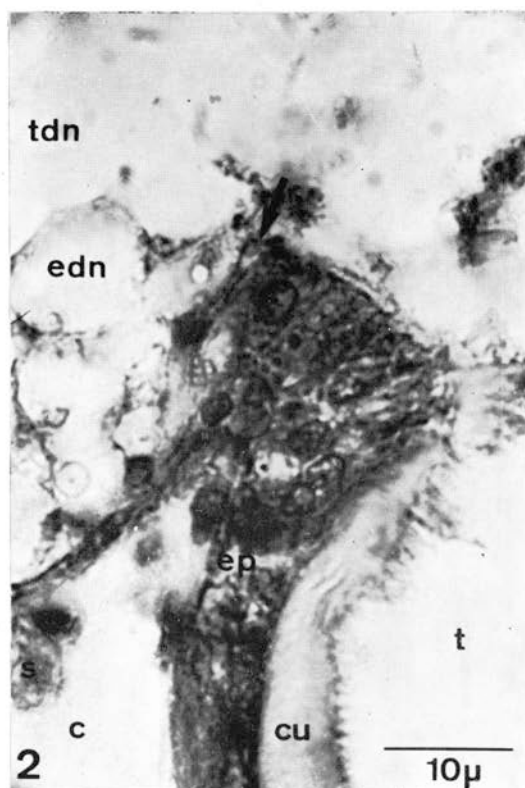
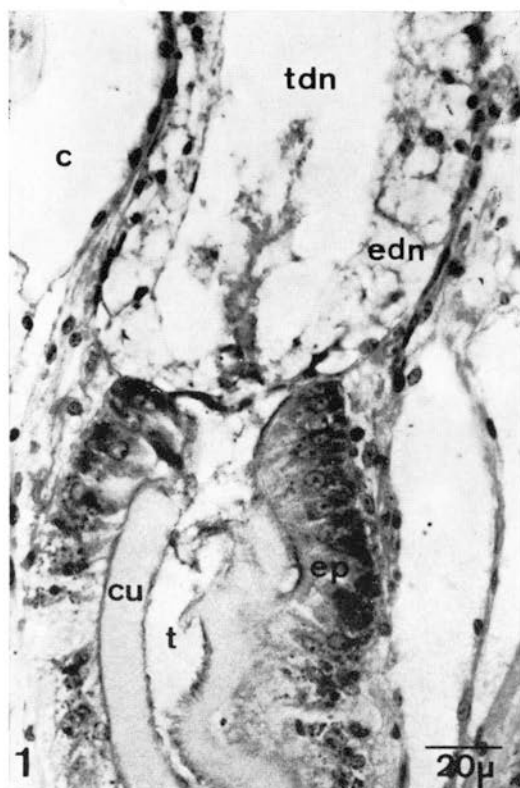
1 : tronçon antérieur en régénération provenant d'un animal sectionné dans la trompe - 10 jours après la section. Remarquer le tube digestif néoformé (tdn) et le blastème (flèche) ; t : trompe.

2 : tronçon antérieur en régénération provenant d'un animal sectionné dans la zone proventriculaire - 18 jours après la section. Remarquer le tube digestif néoformé (tdn) et le régénérat de 3 segments (flèche) ; pv : proventricule ; t : trompe.

3 : coupe sagittale - 48 heures après la section. L'extrémité sectionnée de la trompe est obturée par l'épithélium pharyngien (ep) ; c : coelome ; cn : chaîne nerveuse ; cu : cuticule ; ec : épiderme cicatriciel ; m : massif mésodermique ; t : trompe.

4 : coupe frontale - 3 jours après la section. Remarquer l'évagination de l'épithélium pharyngien (flèche), les membranes internes (astérisque) ; cu : cuticule ; ec : épiderme cicatriciel ; ep : épithélium pharyngien ; t : trompe.





— des cellules glandulaires dont le cytoplasme contient de nombreuses vacuoles de sécrétion de grande taille ;

— des cellules caractérisées essentiellement par la présence d'inclusions cytoplasmiques de nature lipidique et de nombreuses sphérules denses. Les sphérules, généralement incluses dans une vacuole, sont constituées par une substance granuleuse répartie en couches concentriques de densité électronique variable (Pl. III, 2) ; elles sont analogues aux chloragosomes d'*Eisenia foetida* S. (Van Gansen, 1963) et aux concrétions décrites dans l'organe excréteur d'*Hélix pomatia* (Bouillon, 1960 ; Bouillon et Vandermeersche, 1962), les vésicules rénales d'*Ascidella aspersa* (Nørrevang, 1966) et les cæcums digestifs de *Sphæroma serratum* (Donadey, 1966). Des inclusions semblables (urosphériles) ont été également décrites dans les tubes de Malpighi des Insectes (Berkaloff, 1960) et des Myriapodes (Füller, 1966). Chez *S. amica*, nous avons aussi observé des sphérules à zonation concentrique dans l'intestin endodermique et la cavité intestinale (1) ; ces formations correspondent très probablement aux « concrétions urinaires » étudiées précédemment (Malaquin, 1893). Le cytoplasme de ces cellules contient un ergastoplasme vésiculeux très développé, un grand nombre de vésicules d'origine golgienne, des corps multivésiculaires et de nombreuses mitochondries groupées, présentant des crêtes réduites.

Les éléments caractéristiques de l'épithélium pharyngien (tonofibrilles, granules pigmentaires — Boilly, *sous presse*) sont absents.

DISCUSSION.

Les observations relatives à la morphogenèse du régénérat caudal dans la zone pharyngienne de *S. amica* nous amènent à poser le problème de la nature du tube digestif néoformé et celui des compétences

(1) Des urosphériles ont été récemment décrits dans l'intestin des Onychophores. (Lavallard R., 1967. Ultrastructure des cellules prismatiques de l'épithélium intestinal chez *Peripatus acacioi* Marcus et Marcus. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 264, pp. 929-932).

PLANCHE II

1 : coupe frontale - 9 jours après la section. Le tube digestif est différencié (tdn) ; c : coelome ; cu : cuticule ; edn : épithélium digestif néoformé ; ep : épithélium pharyngien ; t : trompe.

2 : détail de la jonction trompe-tube digestif néoformé (flèche) - 11 jours après la section. Remarquer l'aspect déchiqueté de la surface cuticulaire ; c : coelome ; cu : cuticule ; edn : épithélium digestif néoformé ; ep : épithélium pharyngien ; tdn : tube digestif néoformé ; s : splanchnopleure ; t : trompe.

3 : coupe sagittale - 48 heures après la section. Noter les « courants » de cellules mésodermiques (flèches) ; c : coelome ; cn : chaîne nerveuse ; cu : cuticule ; ec : épiderme cicatriciel ; ep : épithélium pharyngien ; m : massif mésodermique ; t : trompe.

4 : 48 heures après la section. Détail de l'« écoulement » des cellules de l'épithélium pharyngien et de la splanchnopleure (la flèche indique le sens du mouvement) ; c : coelome ; cu : cuticule ; ep : épithélium pharyngien ; m : massif mésodermique ; s : splanchnopleure ; t : trompe.

histogénétiques de l'épithélium pharyngien. Nous discuterons chacun de ces deux points, puis nous envisagerons le problème de l'origine des cellules de régénération chez cette Annélide.

1. Nature du tube digestif néoformé.

Bien qu'il ait été engendré par la trompe, le tube digestif néoformé n'en possède pas les caractères spécifiques et, très vraisemblablement, ne pourrait en assumer les fonctions ; il est notamment dépourvu de cuticule et sa musculature est peu développée ; de plus, l'épithélium digestif néoformé ne contient ni les tonofibrilles, ni les granules pigmentaires caractéristiques de l'épithélium pharyngien.

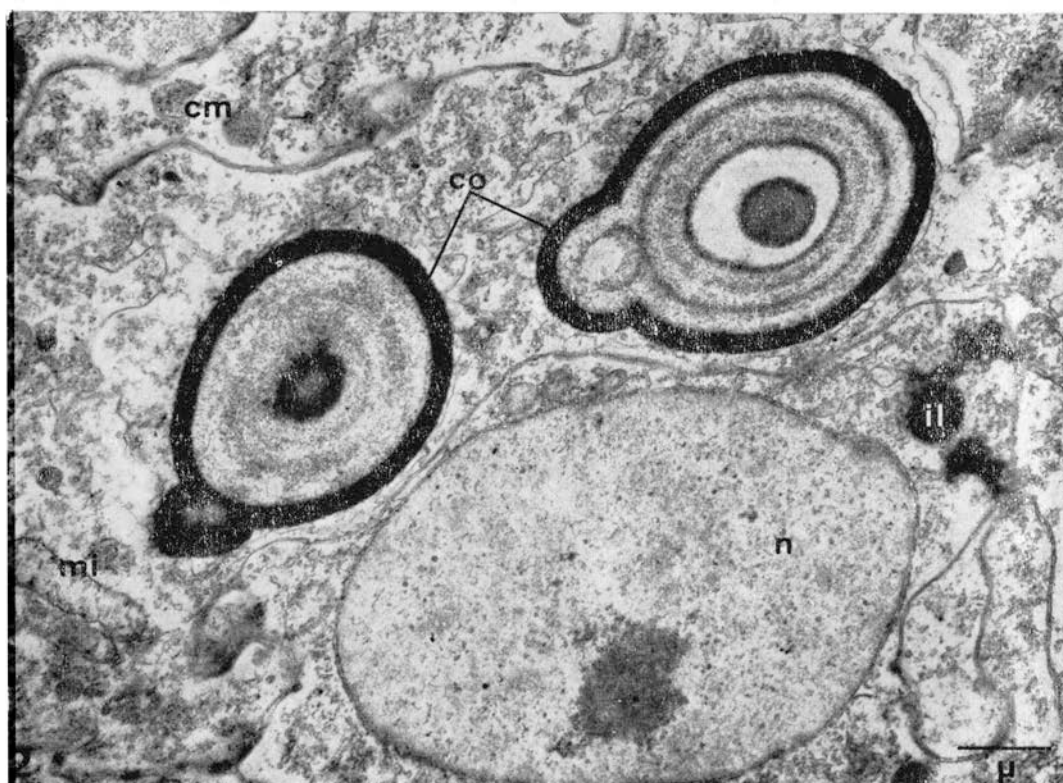
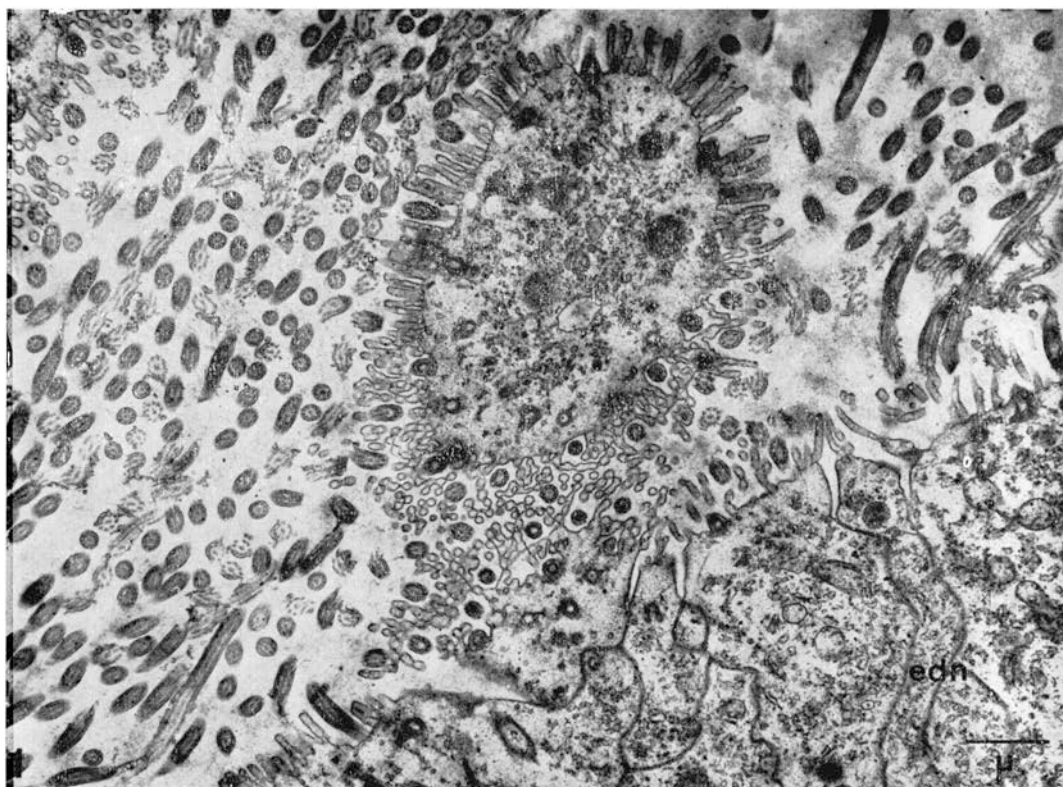
Par contre, toutes les observations concernant la structure et l'ultrastructure du tube digestif néoformé mettent en évidence sa ressemblance avec l'intestin. En outre, un certain nombre d'indices révélés par le microscope électronique, notamment la présence de cellules glandulaires, d'une bordure en brosse et d'excréta intracellulaires analogues à ceux de l'intestin, nous permettent de penser qu'il lui est sans doute physiologiquement identique ; dans cette hypothèse, les altérations observées au niveau de la cuticule de la trompe, à proximité du régénérat, pourraient représenter une forme de digestion provoquée par les enzymes de l'épithélium digestif néoformé. Néanmoins, l'étude autoradiographique de vers nourris avec des aliments marqués s'avère nécessaire pour déterminer avec certitude le rôle de cet épithélium dans la digestion.

2. Considérations sur les compétences histogénétiques de l'épithélium pharyngien.

L'étude histologique de la formation du régénérat caudal montre qu'un tissu d'origine ectodermique (l'épithélium pharyngien) est capable de suppléer à l'épithélium intestinal et d'assurer à lui seul la régénération d'un tissu morphologiquement analogue à l'épithélium digestif de l'intestin endodermique. Bien que l'identité physiologique de ces deux formations d'origine différente ne soit pas encore établie de façon irréfutable, nos résultats nous autorisent à affirmer que les potentialités histogénétiques de l'ectoderme ne se limitent pas à la reconstitution des structures ectoneurales du régénérat ; le comportement de l'épithélium pharyngien constitue donc une exception à la spécificité des feuilletts engagés dans la régénération chez cette Annélide.

Jusqu'à présent, la néoformation d'un tube digestif en l'absence d'endoderme a été observée uniquement chez un Hésionide (*Magalia perarmata* Marion et Bobr) dans « un fragment de 6 sétigères contenant seulement la trompe sans intestin » (Abeloos, 1950) ; cependant, l'étude histologique n'a jamais été entreprise ; de plus, la nature (trompe ou intestin), ainsi que l'origine du tube digestif néoformé, n'ont pas été précisées par l'auteur.

Chez *S. amica*, la régénération d'un « intestin » ectodermique est possible à tous les niveaux du pharynx, pourvu que les conditions



BENONI BOILLY

PLANCHE III

Ultrastructure du tube digestif néoformé (régénérat de 3 segments).

1 : zone apicale de l'épithélium digestif néoformé. Noter l'abondance des cils et des microvillosités ; edn : épithélium digestif néoformé.

2 : zone moyenne de l'épithélium digestif néoformé. Remarquer les « concrétions urinaires » (co) et les inclusions lipidiques (il) ; cm : corps multivésiculaires ; mi : mitochondrie ; n : noyau.

expérimentales permettent la cicatrisation de la plaie (le raccourcissement de la portion de pharynx, destinée à être isolée dans le tronçon antérieur, s'avère nécessaire dans certains cas) et une survie prolongée du tronçon antérieur. Dans tous les cas, l'épithélium pharyngien est seul responsable de l'édification de l'épithélium digestif ; son comportement est d'ailleurs identique à celui de l'intestin : aussitôt après la section, les cellules épithéliales de l'extrémité du pharynx sectionné, tout comme celles de l'épithélium intestinal endodermique, assurent l'obturation du tube digestif et constituent un diverticule aveugle, qui s'allonge en direction du front de section et se soude à l'épiderme cicatriciel au niveau d'une courte invagination proctodéale.

La différenciation des cellules de l'épithélium pharyngien en cellules digestives est précoce et ne semble pas induite par la jonction de l'évagination pharyngienne avec l'épiderme cicatriciel, la transformation s'effectuant généralement avant. Par contre, elle ne s'observe qu'en direction caudale ; en effet, que ce soit après ablation partielle ou totale de la trompe ou du proventricule (Durchon, 1959 ; Delye, 1962), ou après section transversale du ver dans la zone pharyngienne (Boilly, inédit), l'extrémité antérieure du pharynx sectionné ne différencie jamais un intestin mais restitue toujours une trompe ; il en est de même pour une extrémité postérieure (Delye, 1962) après retournement complet. Les compétences histogénétiques de l'épithélium pharyngien semblent donc uniquement déterminées par la direction de la régénération.

3. Origine des cellules de régénération.

L'étude histologique de l'origine des cellules de régénération confirme nos résultats précédents (Boilly, 1962).

a) Elle souligne à nouveau l'indépendance histogénétique de chacun des feuilletts intéressés par la section. Chaque feuillet du régénérat provient du feuillet ancien correspondant.

En ce qui concerne l'ectoderme :

— l'épiderme bordant la plaie est à l'origine des formations ectoneurales néoformées ;

— l'épithélium pharyngien de l'extrémité postérieure du pharynx sectionné restitue l'épithélium interne du tube digestif régénéré.

En ce qui concerne le mésoderme, les cellules des parois célo-miques proches du front de section (la splanchnopleure en particulier) rétablissent toutes les structures mésodermiques du régénérat.

b) Elle permet de réaffirmer l'absence de migration intersegmentaire de cellules de régénération ; seules les cellules situées à proximité immédiate de la section sont appelées à édifier la blastème. Lorsqu'elles s'en trouvent éloignées (cas de l'« intestin » et de sa splanchnopleure dans les tronçons dont le pharynx a été réséqué partiellement), elles n'y peuvent parvenir que sous la forme d'un tissu organisé. D'autre part, ce déplacement est indépendant de la régénération caudale du tronçon (il peut s'observer en l'absence du tronçonnement du ver — Boilly, inédit) ; il correspond à la croissance d'un organe, en l'occur-

rence le tube digestif, assurant sa régénération propre et ne peut être interprété comme une migration de tissus provoquée par la section transversale du ver.

Summary

The histological and ultrastructural study of the caudal regeneration in the pharyngeal area in *Syllis amica* Quatrefages shows that a tissue of ectodermal origin (the pharyngeal epithelium) is capable of generating a digestive epithelium, morphologically and probably physiologically identical to that of the endodermal intestine. Consequently, the histogenetic potentialities of the ectodermis do not seem to be limited only to the reconstruction of the ectoneural structures of the regenerate.

Moreover, this study confirms the independence of the germ layers contributing to the formation of the blastema and the absence of intersegmental migration of the regeneration cells, previously observed.

Zusammenfassung

Die histologische und ultrastrukturelle Untersuchung über die Regeneration des kaudalen Körperendes in der Schlundzone bei *Syllis amica* Quatrefages zeigt, dass ein Gewebe ektodermalem Ursprung (das Schlundepithel) ein Epithel differenzieren kann, das in morphologischer und in physiologischer Hinsicht dem endodermalen Darm ähnlich ist. Die histogenetischen Potenzen scheinen sich also nicht ausschliesslich auf die Wiederherstellung der ektoneuralen Strukturen des Regenerates zu beschränken.

Ausserdem, bestätigt diese Untersuchung unsere vorhergehenden Beobachtungen, d.h. Unabhängigkeit der im Aufbau des Regenerationskegels beteiligten Keimblättern und die Abwesenheit intersegmentaler Wanderung der Regenerationszellen.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ABELOOS, M., 1950. — Régénération postérieure chez *Magalia perarmata* Marion et Bobr. (Annélide Polychète Hésionide). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 230, pp. 477-478.
- ALLEN, J., 1964. — Embryological development of the Syllid *Autolytus fasciatus* (Bosc.) (Class Polychaeta). *Biol. Bull.*, 127, pp. 187-205.
- BERKALOFF, A., 1960. — Contribution à l'étude des tubes de Malpighi et de l'excrétion chez les Insectes. Observations au microscope électronique. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 2, 12^e sér., pp. 869-947.
- BOILLY, B., 1962 a. — Inhibition de la régénération caudale par irradiation X chez *Syllis amica* Quatrefages. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 255, pp. 1414-1416.
- BOILLY, B., 1962 b. — Origine des cellules dans la régénération postérieure de *Syllis amica* Quatrefages (Annélide Polychète). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 255, pp. 2198-2200.
- BOILLY, B., 1965. — Origine du mésoderme dans la régénération postérieure chez *Syllis amica* Quatrefages (Annélide Polychète). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 261, pp. 1561-1564.
- BOILLY, B. — Contribution à l'étude ultrastructurale de la cuticule épidermique et pharyngienne chez une Annélide Polychète (*Syllis amica* Quatrefages). *J. Microscopie. Sous presse*.
- BOUILLON, J., 1960. — Ultrastructure des cellules rénales des Mollusques. I. - Gastéropodes pulmonés terrestres (*Helix pomatia*). *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 2, 12^e sér., pp. 719-749.
- BOUILLON, J. et VANDERMEERSCH, G., 1962. — Electron microscope observations on the excretory organ of the Pulmonary Molluscs. *Fifth Inter. Cong. Elect. Micr. Philadelphia*, Acad. Press ed., New York, 2, W W 14.
- DELYE, P., 1962. — Recherches sur la régénération de la trompe pharyngienne chez les Syllinae (Syllidiens, Annélides Polychètes). *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 4, 12^e sér., pp. 527-541.

- DONADEY, C., 1966. — Contribution à l'étude du rôle excréteur des cæcums digestifs des crustacés. Etude au microscope électronique sur *Sphæroma serratum* (Crustacea Isopoda). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 263, pp. 1401-1404.
- DURCHON, M., 1959. — Contribution à l'étude de la stolonisation chez les Syllidiens (Annélides Polychètes) : I. Syllinae. *Bull. Biol. France et Belgique*, 93, pp. 155-219.
- FÜLLER, H., 1966. — Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Malpighischen Gefäße von *Lithobius forficatus* (L.). *Zeit. wiss. Zool.*, 173, pp. 191-217.
- HERPIN, R., 1926. — Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques Annélides Polychètes. *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest-France*, 4^e sér., 5, pp. 1-250.
- MALAGUIN, A., 1893. — Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, anatomie, reproduction, développement. *Mem. Soc. Sci. Arts, Lille*, 4^e sér., 18, pp. 1-477.
- NØRREVANG, A., 1966. — Ultrastructure and function of the renal vesicles cells in *Asciidiella aspersa* (Asciidiidae, Tunicata). *Sixth Inter. Cong. Elect. Micr. Kyoto*, Maruzen Co., Ltd Tokyo, 2, pp. 669-670.
- PIERANTONI, U., 1903. — La gestazione esterna. Contributo alla biologia ed alla embriologia dei Sillidi. *Arch. Zool.*, 1, pp. 231-252.
- VAN GANSEN, P., 1963. — Structures et fonctions du tube digestif du Lombricien *Eisenia foetida* Savigny. *Imprimerie médicale et scientifique, Bruxelles*. 120 p.