

Etude ultrastructurale de l'innervation des glandes salivaires postérieures chez *Octopus vulgaris*

I. Les troncs nerveux du canal salivaire

Colette Ducros

Laboratoire de Cytologie, Faculté des Sciences, Paris

Reçu le 4 Avril 1972

Ultrastructural Study of the Innervation of the Posterior Salivary Glands in *Octopus vulgaris*

I. The Nervous Trunks of the Salivary Duct

Summary. Two types of nerves, motor and secretory, are found in the wall of the salivary duct. The average diameter of the motor fibers is smaller and decreases still more towards the glands, while on the contrary it increases for the secretory fibers. The disparity of diameter between the two types of fibers is due to the different number of neurites they contain, embedded in satellite cells with mesaxons of various forms. Axons and satellite cells have similar cytological features in the two types of nerves. Vesicles of several morphological types occur in the axons; their significance is discussed.

Key words: Salivary glands — *Octopus* — Nerves — Ultrastructure.

Résumé. Le canal salivaire contient dans sa paroi deux types de nerfs, moteurs et sécréteurs. Le diamètre des fibres nerveuses est en moyenne plus faible dans les nerfs moteurs, où il diminue encore en direction des glandes, tandis qu'au contraire celui des fibres sécrétrices augmente, accentuant ainsi les différences morphologiques entre les deux nerfs. Ces différences de calibre entre les fibres sont en rapport avec le nombre plus ou moins élevé des neurites qu'elles comportent, et dont les mésaxones ont des formes variées. Les caractères cytologiques des cellules satellites et des axones des deux types de nerfs sont comparables. Les axones contiennent des vésicules de types morphologiques très divers dont la signification est discutée.

Introduction

L'innervation des glandes salivaires postérieures d'*Octopus* est assurée par de gros faisceaux nerveux, inclus dans la paroi du canal salivaire dont la stimulation électrique a permis à Bottazzi (1922), Bacq (1950, 1951), et Bacq et Ghiretti (1951 a, b, c, 1953) d'étudier les réponses complexes fournies par des préparations de glandes salivaires isolées perfusées à l'eau de mer.

L'origine des troncs nerveux présents dans la paroi du canal a été recherchée par Bogoraze et Cazal (1946), puis par Young (1965 a) qui a pu établir que ces troncs dépendent soit du ganglion buccal supérieur, soit du ganglion sub-radulaire. Les deux types de troncs atteignent les glandes où l'étude de leur distribution en microscopie photonique (Ducros, 1971) a permis de montrer que les nerfs provenant du lobe buccal supérieur sont destinés à l'épithélium des tubules (nerfs sécréteurs), tandis que les nerfs issus du ganglion sub-radulaire se poursuivent finalement jusqu'à la musculature des glandes (nerfs moteurs). Les troncs nerveux du canal dont l'étude ultrastructurale fait l'objet du présent travail diffèrent donc par leur origine et par leur destination.

Méthodes

Des individus d'*Octopus vulgaris*, pêchés à Banyuls-sur-mer, pesant de 500 g à 1 kg, ont été anesthésiés, puis, selon la technique préconisée par Martin (1969), ont reçu dans l'aorte une injection d'une solution de glutaraldéhyde à 2,5% dans du tampon phosphate 0,2 M à pH 7,4, additionné de 0,14 M NaCl (Cloney et Florey, 1968). Après prélèvement, les canaux salivaires sont restés 1h15 dans le fixateur à la température de la pièce, puis ont été rincé 15 minutes dans du tampon phosphate 0,2 M, à pH 7,4, contenant 0,3 M NaCl. Les pièces ont ensuite été post-osmiées 1h15 à la température de la pièce par une solution d'acide osmique à 2% dans un tampon véronal à pH 7,4. Après déshydratation à l'alcool éthylique et inclusion à l'araldite, des coupes ultrafines ont été pratiquées à l'ultramicrotome de Reichert. Après double coloration à l'acétate d'urane et au citrate de plomb, elles ont été examinées à l'aide des microscopes Hitachi HS7, Hitachi 11 B, et Philips 300.

On a étudié simultanément deux niveaux du canal salivaire: d'une part, un niveau du canal impair commun aux deux glandes, et d'autre part un niveau des canaux pairs résultant de la bifurcation du canal commun en direction de chacune des glandes.

Observations

A. Nerfs sécréteurs

Les nerfs sécréteurs sont entourés d'une mince gaine conjonctive, comportant des fibroblastes et des fibres collagènes; cette gaine émet des prolongements qui subdivisent les nerfs en gros faisceaux de fibres étroitement juxtaposées, à contours souvent polygonaux (fig. 1, 3), qui ne sont plus séparées que par quelques fibres collagènes, et des prolongements amincis de fibroblastes (fig. 3). On peut trouver quelques vaisseaux sanguins au niveau de la gaine conjonctive et de ses prolongements interfasciculaires (fig. 1, 2).

La disposition relative des nerfs sécréteurs et des nerfs moteurs dans la paroi du canal au cours de leur trajet vers les glandes a déjà été décrite en microscopie photonique (Ducros, 1971). On avait alors fait état de la différence de diamètre observée entre les fibres des nerfs moteurs et celles des nerfs sécréteurs. Les fibres sécrétrices, en moyenne plus grosses que les fibres motrices, n'ont pas un diamètre constant; à un niveau donné du tronc, ce diamètre peut varier d'une fibre à l'autre, de 10 à 25 μ par exemple. D'autre part le diamètre des fibres sécrétrices augmente en direction des glandes (fig. 1 et 2), passant par exemple de 10 à 30 μ . Le diamètre des fibres correspond en fait à celui des cellules satellites qui revêtent les prolongements nerveux ou neurites.

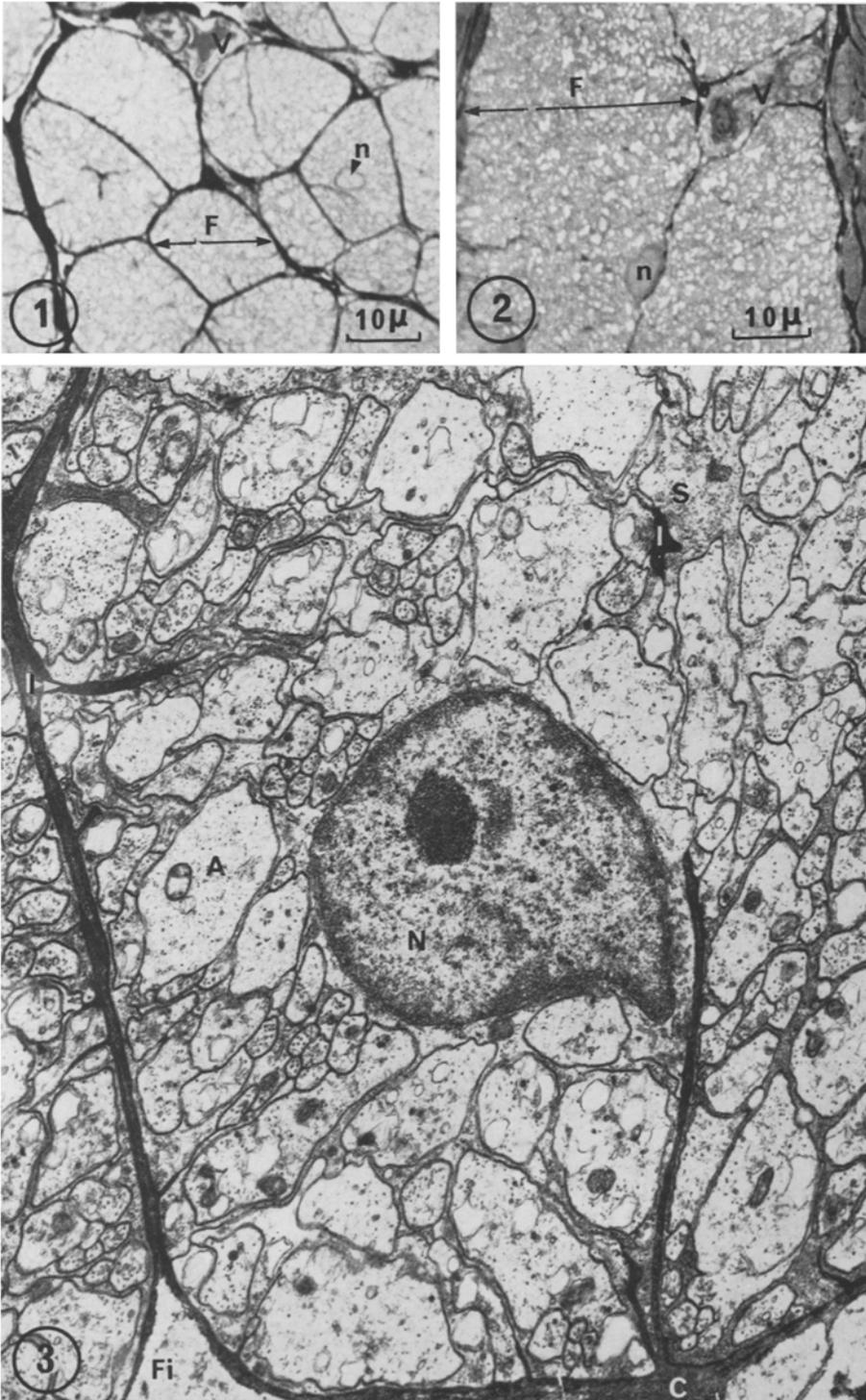
La surface des fibres est donc constituée par la surface des cellules satellites; elle est soulignée, à une distance de 200 à 300 Å, par une lame basale, et peut être incisée par des sillons plus ou moins profonds (fig. 3) où pénètrent la basale et les fibres collagènes. Le plasmalemme des cellules satellites s'invagine d'autre part en mésaxones en relation soit avec la périphérie, soit avec les sillons qui indentent les fibres (fig. 3). Les mésaxones forment des fentes sinueuses larges de 200 Å environ, dépourvues de basale et de fibres collagènes. Ils peuvent être simples, et

Figs. 1—3. Nerf sécréteur (coupes transversales). *A* axones, *C* collagène, *F* fibre nerveuse, *F_i* fibroblaste, *I* incisions périphériques, *N* noyaux, *S* cellule satellite, *V* ramification artérielle

Fig. 1. Niveau du canal impair; coupe semi-fine, colorée au bleu de toluidine; $\times 1000$

Fig. 2. Niveau du canal pair; coupe semi-fine, colorée au bleu de toluidine; $\times 1000$

Fig. 3. Fibre sécrétrice, au niveau du canal impair; $\times 8750$



Figs. 1—3

n'intéresser qu'un neurite, ou un groupe de neurites, ou être ramifiés, et desservir successivement plusieurs neurites ou groupes de neurites. D'autre part, certains neurites, isolés ou en groupes, peuvent être reliés à la périphérie par plusieurs mésaxones.

Les fibres sécrétrices comportent un nombre élevé d'axones. Au niveau du canal commun par exemple, on a pu en compter 150 à 175 par fibre de 18 à 19 μ de diamètre. En direction des glandes, le nombre des fibres diminue, leur diamètre augmente, mais leur peuplement en axones reste toujours aussi dense, comme si l'ensemble des axones était réparti dans un nombre progressivement réduit de cellules satellites.

De toutes façons, et quel que soit le niveau du canal, les cellules satellites engainent un grand nombre d'axones, et leur cytoplasme est assez réduit, sauf au voisinage du noyau souvent lobé. Le cytoplasme comporte du réticulum endoplasmique granulaire et agranulaire, des mitochondries, un appareil de Golgi souvent bien développé au voisinage du noyau où existe aussi un diplosome (fig. 6), des ribosomes libres, et des particules semblant légèrement plus grosses et plus denses aux électrons que les ribosomes (fig. 4), qui pourraient être interprétées comme du glycogène. Le cytoplasme contient aussi quelques vésicules d'aspects variés, quelques microtubules, de grosses inclusions peu nombreuses et très denses aux électrons (fig. 4 et 6), et enfin de nombreux filaments (fig. 4, 7 et 8).

Les axones des fibres sécrétrices offrent en coupe transversale des diamètres très différents, qui s'échelonnent entre 0,2 μ et 2,5 μ . L'observation de coupes longitudinales montre qu'une partie au moins des axones présente des renflements (fig. 4). Cette constatation est en accord avec les résultats des colorations au bleu de méthylène sur matériel frais (fig. 5), dont le montage in toto permet de constater l'existence de fibres variqueuses dans les différents troncs nerveux du canal. Les régions amincies des axones moniliformes comportent des microtubules, des neurofilaments, et quelques vésicules. Au niveau des régions dilatées, qui contiennent souvent du réticulum agranulaire et des mitochondries, les microtubules et les neurofilaments sont plus espacés et ont un cours plus flexueux, et les vésicules sont généralement plus nombreuses. On peut penser que les axones de plus grand diamètre observés en coupe transversale correspondent en fait, au moins pour une partie d'entre eux, aux renflements d'axones moniliformes. Enfin, les

Figs. 4—9. Nerf sécréteur. *A* axone, *C* collagène, *D* dictyosome, *I* grosses inclusions opaques des cellules satellites, *F* filaments, *G* particules de glycogène?, *M* mésaxone, *S* cellule satellite, *T* microtubules, *V* varicosité

Fig. 4. Fibre sécrétrice variqueuse, en coupe longitudinale; $\times 14\,800$

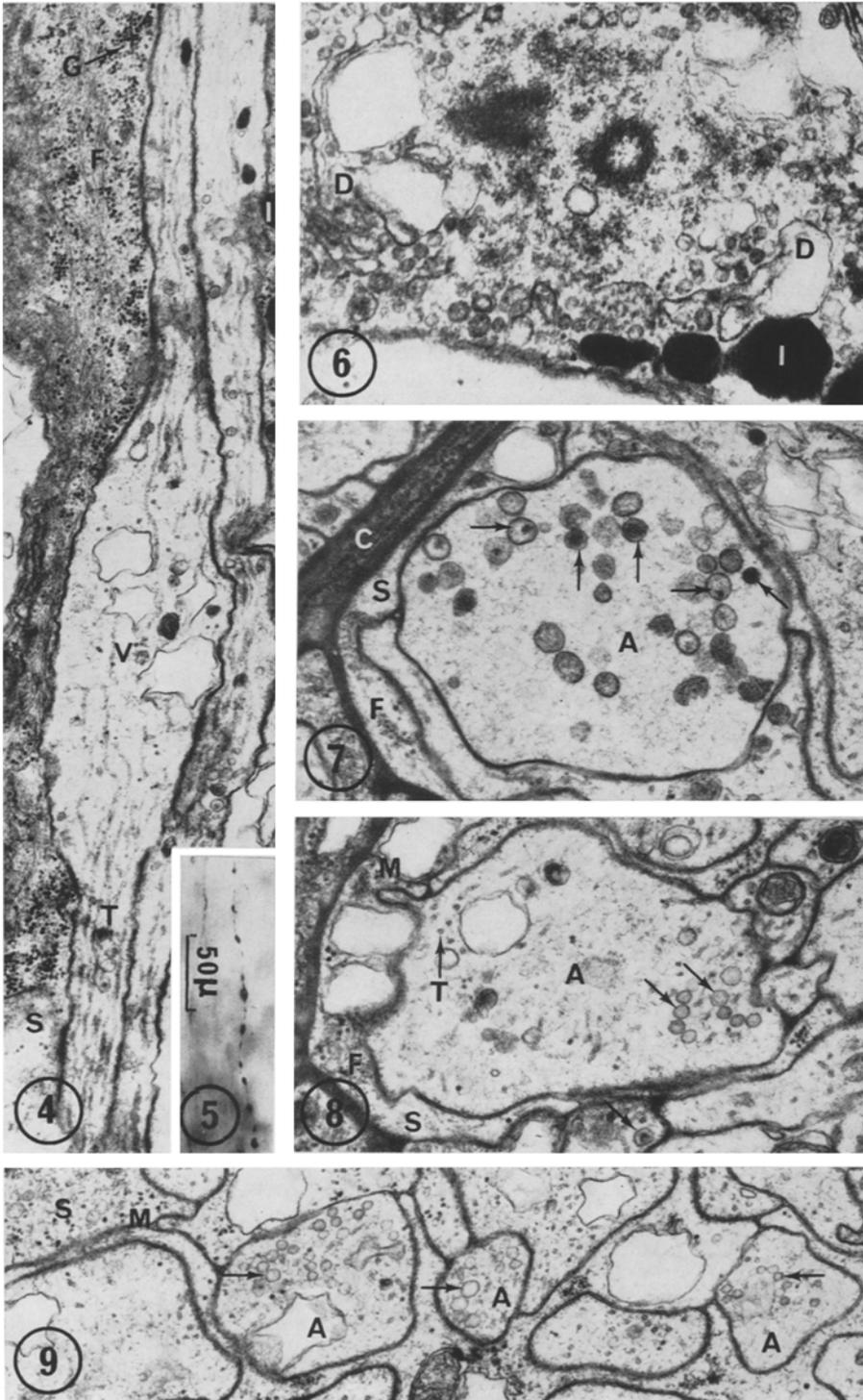
Fig. 5. Coloration du canal au bleu de méthylène, montage in toto: une fibre variqueuse d'un des nerfs. $\times 200$

Fig. 6.: Cellule satellite de fibre sécrétrice; diplosome entouré de dictyosomes; $\times 47\,850$

Fig. 7. Fibre sécrétrice en coupe transversale; détail d'un axone à grandes vésicules, centrées (flèches verticales), grises ou claires, à «cœur» petit et excentré (flèches horizontales), et à vésicule moyenne opaque aux électrons (flèche oblique); $\times 32\,400$

Fig. 8. Détail d'axones: vésicules claires disposées en file, et vésicule centrée (flèches obliques); $\times 32\,400$

Fig. 9. Axones à vésicules claires, petites, moyennes et grandes; $\times 32\,400$



Figs. 4—9

divers axones peuvent présenter des grains denses aux électrons, dispersés dans le hyaloplasme, qui pourraient être interprétés soit comme des ribosomes, soit comme des particules de glycogène, et sur lesquels on reviendra dans la discussion.

Les vésicules présentes dans les axones des fibres sécrétrices offrent une diversité surprenante, tant en diamètre qu'en contenu. On peut tenter d'en donner une classification sommaire, pour la commodité de la description, sans prétendre établir des catégories nettement séparées et à rôle physiologique nécessairement différent. On pourrait, d'après leur diamètre, distinguer trois classes de vésicules: vésicules petites (300 à 500 Å), de taille moyenne (500 à 900 Å), ou de grande taille (supérieure à 900 Å). On peut trouver dans ces trois classes des vésicules claires (fig. 9), qui sont assez souvent disposées en chaînes (fig. 8). D'autres vésicules petites ou moyennes montrent un «cœur» dense aux électrons (fig. 8). Enfin, ce sont les grandes vésicules qui montrent les aspects les plus variés; en effet, outre les grandes vésicules claires déjà signalées, on peut trouver des vésicules de dimensions comparables à contenu soit un peu plus dense aux électrons et d'aspect finement particulé (fig. 7), soit entièrement opaque aux électrons; ce dernier aspect peut être retrouvé chez certaines vésicules de taille moyenne, entièrement opaques aux électrons (fig. 7) qui pourraient n'être que des coupes tangentielles de vésicules plus grandes. D'autres grandes vésicules sont hétérogènes avec un «cœur» dense aux électrons qui peut occuper presque toute la vésicule (fig. 7). D'autres enfin présentent un «cœur» plus petit, en position excentrée, sur un fond soit clair, soit gris et finement particulé (fig. 7) qui ressemble beaucoup à celui décrit ci-dessus pour des vésicules non centrées; il semble donc exister pour les grandes vésicules des formes de transition qui pourraient rendre compte de leur diversité morphologique.

B. Nerfs moteurs

Dans la paroi du canal salivaire, les nerfs moteurs forment des troncs d'aspect compact et sont revêtus d'une mince gaine conjonctive constituée de fibres collagènes et de fibroblastes aplatis. Cette gaine forme des travées subdivisant les troncs en faisceaux de fibres nerveuses séparées par quelques fibres collagènes et les prolongements amincis des fibroblastes (fig. 10, 12, 14). Quelques vaisseaux sanguins de faible calibre peuvent s'insinuer dans les travées conjonctives interfasciculaires.

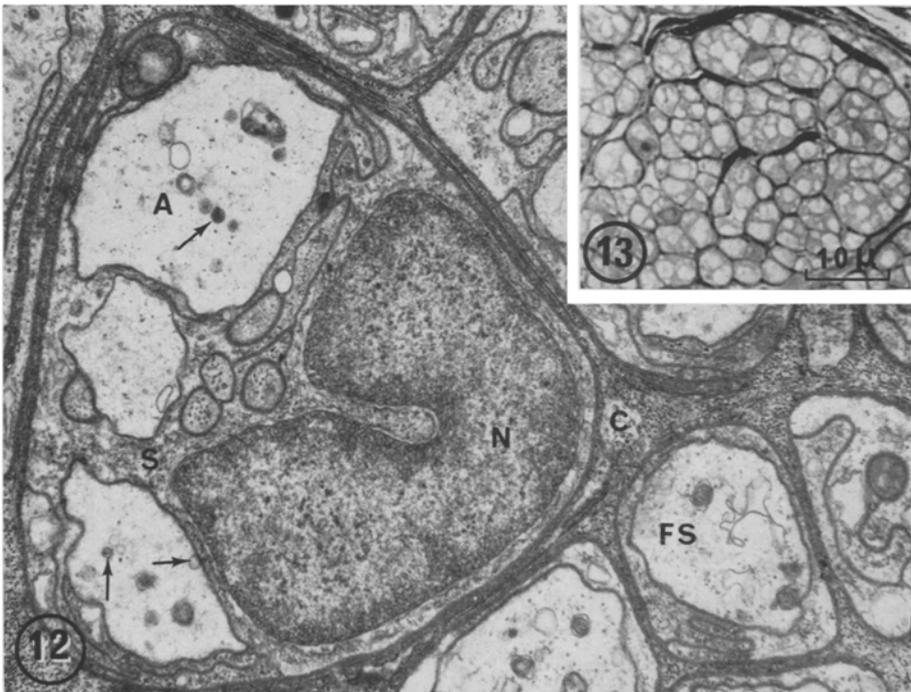
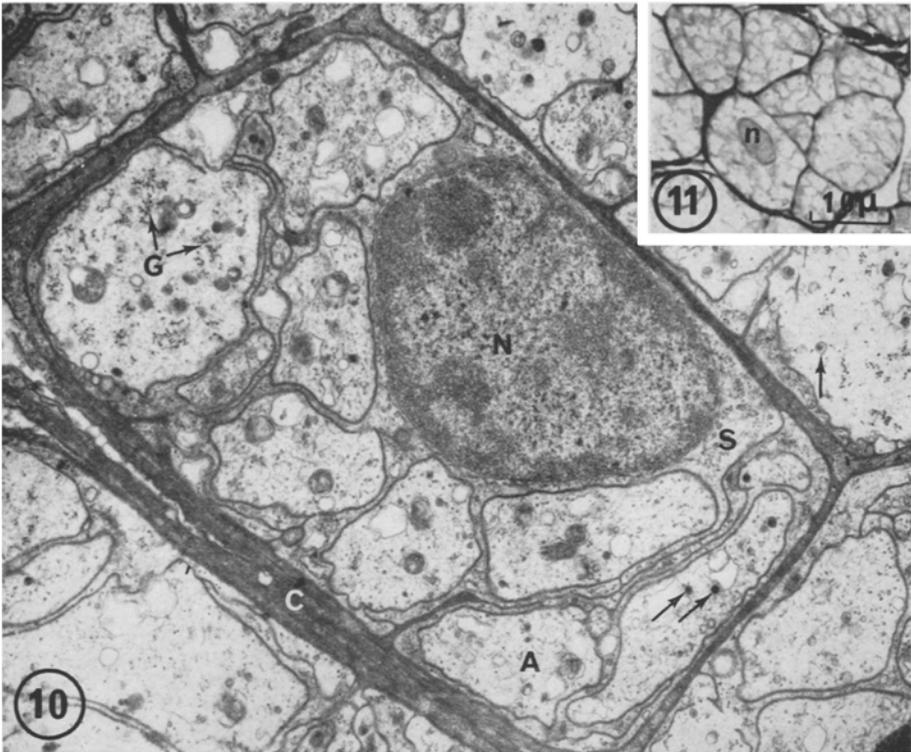
Figs. 10—13. Nerf moteur (coupes transversales). *A* axones, *C* collagène, *FS* fibre simple, *G* particules de glycogène, *N* noyaux des cellules satellites, *S* cellule satellite

Fig. 10. Fibre motrice (canal impair); vésicules opaques (flèches obliques); vésicule centrée (flèche verticale); $\times 14550$

Fig. 11. Nerf moteur, coupe semi-fine au même niveau du canal impair, colorée au bleu de toluidine; $\times 1000$

Fig. 12. Fibre motrice (canal pair); fibres simples et composées (flèche horizontale: vésicule claire accolée au plasmalemme — flèche verticale: vésicule centrée — flèche oblique: vésicule opaque). $\times 15400$

Fig. 13. Nerf moteur, coupe semi-fine du canal pair au même niveau que la fig. 12; bleu de toluidine; $\times 1000$



Figs. 10—13

Les fibres des nerfs moteurs ont un diamètre inférieur en moyenne à celui des fibres sécrétrices (fig. 1 et 11), mais ce diamètre peut varier d'une fibre à l'autre pour un même niveau du canal, de 5 à 20 μ par exemple. Il diminue d'autre part en direction des glandes (fig. 10, 11 et 12, 13), n'étant plus que de 2 à 7 μ à un niveau des canaux pairs. Le diamètre des fibres motrices est équivalent à celui de leurs cellules satellites (fig. 10, 12) dont la surface, moins indentée que celle des fibres sécrétrices, est soulignée à une distance d'environ 200 Å par une lame basale (fig. 14).

Les cellules satellites présentent un gros noyau, parfois lobé (fig. 12), et un cytoplasme relativement peu abondant qui comporte du réticulum lisse et du réticulum granulaire (fig. 14, 16, 19), des mitochondries, un appareil de Golgi, quelques vésicules d'aspects variés (fig. 14), quelques grosses inclusions très denses aux électrons (fig. 15), et de nombreux filaments (fig. 14, 18). Le plasmalemme des cellules satellites forme des mésaxones sinueux (fig. 14), souvent ramifiés (fig. 12) reliant la surface de la fibre à un ou plusieurs neurites disposés en groupes ou en chapelet. Des neurites isolés ou groupés peuvent aussi être connectés par plusieurs mésaxones.

Pour un même niveau du canal, le nombre d'axones logés dans les fibres varie d'une fibre à l'autre. Les nombres les plus élevés correspondent aux fibres de plus grand diamètre, tandis qu'en direction des glandes, où la proportion des fibres simples augmente, les axones deviennent moins nombreux dans les fibres composées (fig. 10, 12).

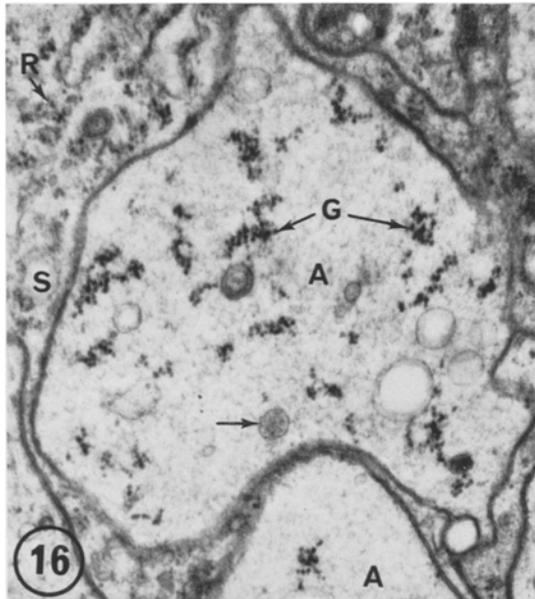
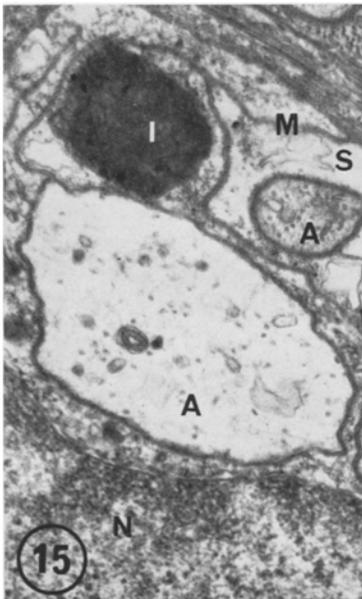
Les axones peuvent être de diamètre très différents (fig. 12) et compris entre 0,2 et 3 μ . L'examen de coupes longitudinales montre qu'au moins certains d'entre eux sont moniliformes (fig. 17) et que, comme dans le cas des fibres sécrétrices, ce fait peut rendre compte au moins en partie des calibres variés constatés sur les coupes transversales. On observe dans les axones des neurofilaments, et des microtubules qui sont les organites prépondérants des tronçons de faible calibre (fig. 12). Les mitochondries et les saccules de réticulum lisse sont au contraire mieux représentés au niveau des profils de plus grand diamètre où les microtubules sont plus espacés (fig. 14) ou absents (fig. 16). Les axones contiennent d'autre part des vésicules, et parfois des grains semblant légèrement plus gros que les ribosomes des cellules satellites, et plus colorables que ceux-ci (fig. 10, 16, 18). Ces grains sont parfois groupés (fig. 16) et pourraient être interprétés comme des particules de glycogène. Des grains d'aspect semblable peuvent également être observés dans le cytoplasme des cellules satellites (fig. 18).

Figs. 14—16. Nerf moteur (coupes transversales). *A* axones, *B* basale de la cellule satellite, *C* collagène, *F* filaments, *G* glycogène, *I* inclusion opaque, *M* mésaxone, *N* noyaux des cellules satellites, *R* ribosomes, *S* cellule satellite, *T* microtubules

Fig. 14. Fibre simple; flèches obliques: vésicules du cytoplasme de la cellule satellite. $\times 38000$

Fig. 15. Fibre composée: cellule satellite à grosse inclusion opaque. $\times 19250$

Fig. 16. Détail d'un axone à particules de glycogène, et grande vésicule grise (flèche horizontale). $\times 21600$



Figs. 14—16

Les vésicules des neurites moteurs offrent la même diversité que celles des neurites sécréteurs quant à leurs dimensions et à leur densité aux électrons. On peut trouver de petites vésicules claires (300 à 500 Å) isolées (fig. 18) ou groupées (fig. 20); d'autres vésicules de dimensions comparables sont centrées (fig. 19). Les vésicules de taille moyenne sont claires (fig. 18) ou centrées (fig. 19). Les vésicules les plus grandes, de diamètre supérieur à 900 Å, peuvent être claires (fig. 20), centrées (fig. 10, 12, 20), entièrement opaques aux électrons (fig. 10, 12), ou grises et à contenu finement granuleux (fig. 16, 18).

Discussion

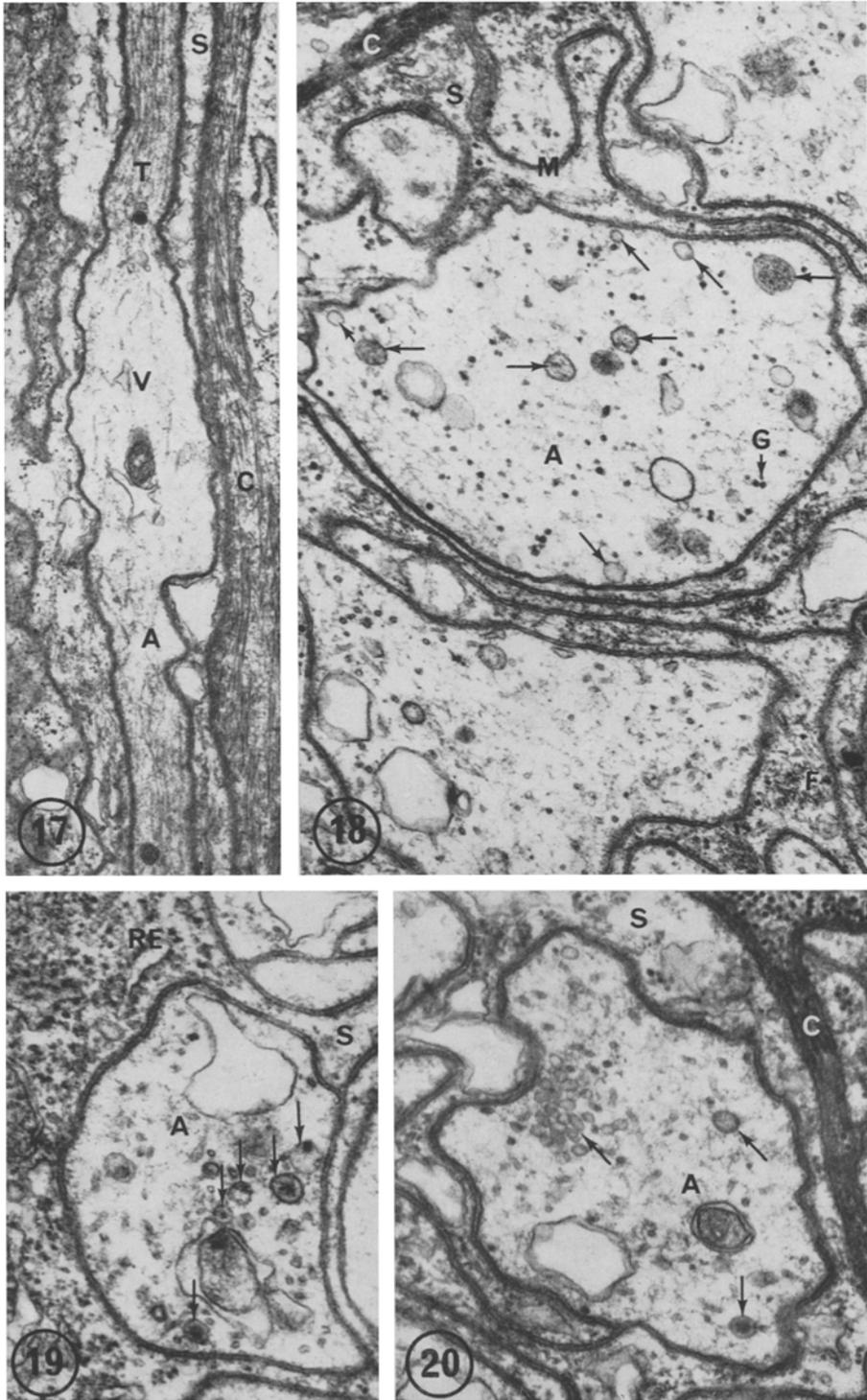
Les deux types de troncs nerveux qui cheminent côte à côte dans la paroi du canal salivaire se distinguent morphologiquement l'un de l'autre par la différence de calibre de leurs fibres. Le diamètre de ces fibres est plus élevé en moyenne dans les troncs sécréteurs où il augmente encore en direction des glandes, tandis qu'il diminue au contraire dans les troncs moteurs. Les différences d'aspect entre les deux nerfs deviennent donc de plus en plus accusées dans les régions du canal les plus proches des glandes (fig. 2, 13). Les variations de calibre des fibres sécrétrices et motrices recouvrent les variations du nombre des axones qu'elles abritent. Les axones deviennent de plus en plus nombreux dans les fibres sécrétrices, toutes composées, au fur et à mesure qu'elles se rapprochent des glandes, tandis que parallèlement ils deviennent moins nombreux dans les fibres composées des nerfs moteurs, qui d'autre part comportent alors un plus grand nombre de fibres simples. Comme ces fibres motrices s'adressent aussi bien à la musculature de canal (Young, 1965a, b), qu'à celle des glandes (Ducros, 1971), la diminution du nombre d'axones par fibre dans les troncs moteurs peut refléter le départ vers la musculature du canal de rameaux émis par les fibres motrices, avec en conséquence une diminution du nombre total des axones qui parviennent finalement aux glandes. Dans les troncs sécréteurs, l'augmentation du nombre des axones dans les fibres dont le calibre augmente semble ne traduire qu'une modification de la répartition des axones dans un nombre plus réduit de cellules satellites.

Les caractères cytologiques des cellules satellites sont semblables dans les deux types de nerfs. Le trait le plus caractéristique de ces cellules est l'abondance des microfilaments, disposés parallèlement à l'axe des fibres. On doit aussi signaler leurs grosses inclusions cytoplasmiques opaques aux électrons après coloration usuelle, très comparables à celles observées dans d'autres cellules gliales de Mollusques, en particulier dans le nerf optique d'*Octopus* par Dilly, Gray et Young (1963), ou chez l'*Aplysie* par Taxi et Gautron (1969).

Figs. 17—20. Nerf moteur. *A* axones, *C* collagène, *F* filaments, *G* glycogène?, *M* mésaxones, *RE* réticulum granulaire, *S* cellule satellite, *T* microtubules, *V* varicosité

Fig. 17. Axone variqueux en coupe longitudinale; $\times 18750$

Figs. 18—20. Détails d'axones à vésicules claires (flèches obliques), grises (flèches horizontales) et centrées (flèches verticales). 18: $\times 40500$. 19: $\times 48600$. 20: $\times 35400$



Figs. 17—20

Les axones des deux sortes de fibres sont logés dans des tunnels formés par les cellules satellites, et sont reliés à la surface des fibres par des mésaxones fréquemment sinueux. L'arrangement des neurites et des mésaxones montre une grande variété, et plusieurs des types proposés par Gray (1970a) peuvent coexister dans une même fibre. On peut trouver par exemple un neurite isolé, ou un groupe de neurites directement apposés par leurs membranes, en relation avec un mésaxone (type 3 de Gray), ou avec plusieurs mésaxones (type 5 de Gray). Ce dernier type correspond sans doute aux interdigitations de cellules satellites contiguës dans la chaîne qu'elles forment le long des fibres nerveuses. D'autre part, les mésaxones peuvent être ramifiés, et leurs subdivisions conduire à un neurite, ou à un groupe de neurites. Enfin, un même mésaxone peut desservir successivement plusieurs neurites ou groupes de neurites en réalisant une disposition en série ou en chapelet. Des combinaisons de ces divers types existent aussi, ajoutant à la variété du dessin des mésaxones dans les cellules satellites. Les fibres des deux sortes de troncs montrent donc une plasticité très grande quant au mode d'arrangement des neurites dans les cellules satellites, arrangement qui reste cependant relativement simple et comparable au type 3 réalisé dans de nombreuses fibres amyéliniques de Vertébrés (Gray, 1970a) et dans le nerf optique d'*Octopus* (Dilly, Gray et Young, 1963), ou au type 5 existant chez l'axone géant de Calmar (Villegas et Villegas, 1963; Martin et Rosenberg, 1968).

Les fibres des deux types de troncs nerveux contiennent des axones qui, au moins pour une partie d'entre eux, sont moniliformes. On connaît déjà l'existence de fibres variqueuses chez les Céphalopodes (Alexandrowicz, 1928a et b; Dilly, Gray et Young, 1963; Gray, 1970c). L'existence de renflements le long des axones peut permettre d'expliquer les variations de diamètre qu'ils présentent en coupe transversale. Le diamètre des axones n'excède cependant pas 3μ , ce qui correspond tout à fait aux dimensions indiquées par Young (1965a) en microscopie photomicroscopique pour les fibres du canal.

Les axones contiennent des organites (microtubules, neurofilaments, éléments de réticulum endoplasmique lisse), dont l'existence est classique dans ces prolongements. La présence de particules de taille voisine des ribosomes, mais se colorant souvent de manière plus intense, pose un problème qui ne pourra être résolu que par l'emploi de digestions enzymatiques. Des particules semblables, pouvant être interprétées soit comme des ribosomes, soit comme du glycogène, ont été signalées par Gray (1970c) dans des neurites du lobe vertical d'*Octopus*. Les organites les plus remarquables des neurites sont les nombreuses vésicules, de dimensions et d'aspects variés, existant dans les deux types de nerfs. Il ne semble pas y avoir de différence qualitative à cet égard entre les troncs moteurs et les troncs sécréteurs, dont aucun ne peut être caractérisé par la présence privilégiée d'un type morphologique de vésicule. Cependant, d'autres techniques pourraient révéler des différences plus fines, quantitatives ou cytochimiques, entre les deux types de nerfs, d'origine et de destination différentes, dont chacun n'est d'ailleurs pas forcément constitué de fibres physiologiquement identiques. De toutes façons, on peut s'interroger sur la signification de l'existence de vésicules dans des axones manifestement éloignés de leurs terminaisons. On sait que chez *Octopus*, le problème du transit de vésicules d'origine golgienne vers les zones synaptiques a été envisagé (Gray, 1970b), tandis que Martin et Barlow (1972) ont récemment

montré par la microscopie de fluorescence l'accumulation de monoamines dans le bout central des troncs nerveux après ligature du canal salivaire, ce qui suggère un flux continu de substances actives en direction des effecteurs. Enfin, l'excitation nerveuse des glandes isolées libère dans les perfusats plusieurs amines biogènes (Bacq et Ghiretti, 1951, 1953) que Ghiretti (1953a) a identifiées par chromatographie comme de la tyramine, de l'octopamine, et de la sérotonine. D'autre part, l'adjonction de ces mêmes amines au liquide de perfusion est capable de stimuler les glandes isolées (Bacq et Ghiretti, 1953; Ghiretti, 1953b). L'ensemble de ces données pourrait permettre de relier la présence de vésicules dans les axones au transport vers les terminaisons de médiateurs élaborés au niveau du péricaryon, et il serait séduisant de rapporter la diversité morphologique des vésicules à l'existence de médiateurs distincts. Cependant, l'utilisation de critères uniquement morphologiques pour définir des classes de vésicules à contenu éventuellement différent risque d'être arbitraire, certains facteurs (artefacts de fixation ou de microtomie par exemple) pouvant intervenir dans la multiplicité des aspects présentés par des vésicules à contenu initialement identique. Enfin, chez les axones de Vertébrés, certaines vésicules peuvent avoir comme origine des phénomènes de pinocytose (Waxman, 1968), et on ne peut a priori écarter cette hypothèse dans la genèse de certaines des vésicules présentes dans les axones d'*Octopus*. Ces réserves faites, il reste que les diverses classes de vésicules observées dans les axones des troncs du canal ont toutes pu être identifiées dans les ramifications qui s'adressent d'une part à la musculature du canal et des glandes, d'autre part à l'épithélium des tubules, donc à proximité des effecteurs où leur rôle sera à nouveau discuté (Ducros, 1972a et b). Par ailleurs, l'existence de vésicules claires petites ou moyennes est bien connue au niveau des jonctions neuromusculaires des Céphalopodes (Graziadei, 1966; Barber et Graziadei, 1967), et celle des vésicules petites et moyennes, claires ou centrées, montrée dans les centres nerveux d'*Octopus* (Dilly, Gray et Young, 1963; Gray et Young, 1964; Martin, Barlow et Miralto, 1969; Barlow et Martin, 1971), de même que les vésicules de taille identique à contenu uniformément opaque (Martin, Barlow et Miralto, 1969; Barlow et Martin, 1971). Les grandes vésicules des troncs du canal salivaire évoquent aussi par leurs dimensions et leur variété les vésicules du système neuro-sécrétoire de la veine cave d'*Octopus* (Martin, 1968) et d'*Eledone* (Berry et Cottrell, 1970). On voit donc que les divers aspects présentés par les vésicules dans les nerfs salivaires correspondent assez bien aux différents types qui ont pu être observés dans d'autres régions du système nerveux des Céphalopodes, ce qui renforce l'idée qu'ils traduisent l'hétérogénéité biochimique de la population de vésicules. La signification fonctionnelle d'une telle diversité reste à définir.

Bibliographie

- Alexandrowicz, J. S.: Note sur l'innervation du tube digestif des céphalopodes. Arch. Zool. Exp. **67**, 69—90 (1928a).
- Alexandrowicz, J. S.: Sur l'innervation des vaisseaux sanguins des céphalopodes. C. R. Soc. Biol. (Paris) **99**, 1015—1017 (1928b).
- Bacq, Z. M.: Isolement et perfusion des glandes salivaires postérieures des céphalopodes octopodes. Bull. Acad. Roy. Belg. (Cl. Sc.), **36** (sér. 5), 756—776 (1950).
- Bacq, Z. M.: Isolement et perfusion des glandes salivaires postérieures des céphalopodes octopodes. Arch. int. Physiol. **59**, 273—287 (1951).

- Bacq, Z. M., Ghiretti, F.: La sécrétion interne et externe des glandes salivaires postérieures des céphalopodes octopodes. Bull. Acad. Roy. Belg. (Cl. Sc.), **37** (sér. 5), 79—102 (1951 a).
- Bacq, Z. M., Ghiretti, F.: Vasomotor phenomena in Cephalopods. J. Physiol. (Lond.) **113**, 525—527 (1951 b).
- Bacq, Z. M., Ghiretti, F.: Acetylcholine release during nerve stimulation of the perfused posterior salivary glands of *Octopus vulgaris* and *Octopus macropus*. J. Physiol (Lond.) **114**, 51 (1951 c).
- Bacq, Z. M., Ghiretti, F.: Physiologie des glandes salivaires postérieures des Céphalopodes Octopodes isolées et perfusées *in vitro*. Publ. Staz. Zool. Napoli **24**, 267—277 (1953).
- Barber, V. C., Graziadei, P.: The fine structure of Cephalopod blood vessels. III — Vessel innervation. Z. Zellforsch. **77**, 162—174 (1967).
- Barlow, J., Martin, R.: Structural identification and distribution of synaptic profiles in the *Octopus* brain using the zinc iodide-osmium method. Brain Res. **25**, 241—253 (1971).
- Berry, C. F., Cottrell, G. A.: Neurosecretion in the vena cava of the Cephalopod *Eledona cirrosa*. Z. Zellforsch. **104**, 107—115 (1970).
- Bogoraze, D., Cazal, P.: Remarques sur le système stomatogastrique du Poulpe (*Octopus vulgaris* Lamarck): le complexe retro-buccal. Arch. Zool. exp. gén. **84**, 115—131 (1946).
- Cloney, R. A., Florey, E.: Ultrastructure of Cephalopod chromatophore organs. Z. Zellforsch. **89**, 250—280 (1968).
- Dilly, P. N., Gray, E. G., Young, J. Z.: Electron microscopy of optic nerves and optic lobes of *Octopus* and *Eledone*. Proc. roy. Soc. B **158**, 446—456 (1963).
- Ducros, C.: L'innervation des glandes salivaires postérieures chez *Octopus vulgaris*. Arch. Anat. micr. Morph. exp. **60**, 27—36 (1971).
- Ducros, C.: Etude ultrastructurale de l'innervation des glandes salivaires postérieures chez *Octopus vulgaris*. II — Innervation de la musculature du canal et des glandes. Z. Zellforsch., sous presse (1972 a).
- Ducros, C.: Etude ultrastructurale de l'innervation des glandes salivaires postérieures chez *Octopus vulgaris*. III — L'innervation des tubules de la glande. Z. Zellforsch., sous presse (1972 b).
- Ghiretti, F.: Enteramina, octopamina e tiramina nelle secrezioni esterna ed interna delle ghiandole salivari posteriori dei Cefalopodi Octopodi. Arch. Sci. biol. (Bologna) **37**, 435—441 (1953 a).
- Ghiretti, F.: Les excitants chimiques de la sécrétion salivaire chez les Céphalopodes Octopodes. Arch. int. Physiol. **51**, 10—21 (1953 b).
- Gray, E. G.: The fine structure of nerve. Comp. Biochem. Physiol. **36**, 419—448 (1970 a).
- Gray, E. G.: The question of relationship between Golgi-vesicles and synaptic vesicles in *Octopus* neurons. J. Cell Sci. **7**, 189—201 (1970 b).
- Gray, E. G.: The fine structure of the vertical lobe of *Octopus*. Phil. Trans. B **258**, 379—395 (1970 c).
- Gray, E. G., Young, J. Z.: Electron microscopy of synaptic structure of *Octopus* brain. J. Cell Biol. **21**, 87—103 (1964).
- Graziadei, P.: The ultrastructure of the motor nerve endings in the muscle of Cephalopods. J. Ultrastruct. Res. **15**, 1—13 (1966).
- Martin, R.: Fine structure of the neurosecretory system of the vena cava in *Octopus*. Brain Res. **8**, 201—205 (1968).
- Martin, R.: The structural organization of the intracerebral giant fiber system of Cephalopods. Z. Zellforsch. **97**, 50—68 (1969).
- Martin, R., Barlow, J.: Localisation of monoamines in nerves of the posterior salivary gland and salivary centre in the brain of *Octopus*. Z. Zellforsch. **125**, 16—30 (1972).
- Martin, R., Barlow, J., Miralto, A.: Application of the zinc iodide — osmium tetroxide impregnation of synaptic vesicles in Cephalopod nerves. Brain Res. **15**, 1—16 (1969).
- Martin, R., Rosenberg, Ph.: Fine structural alterations associated with venom action on squid giant nerve fibers. J. Cell Biol. **36**, 341—354 (1968).
- Taxi, J., Gautron, J.: Données cytochimiques en faveur de l'existence de fibres nerveuses sérotoninergiques dans le cœur de l'Aplysie, *Aplysia californica*. J. Micr. **8**, 627—635 (1968).
- Villegas, G. M., Villegas, R.: The ultrastructure of the giant nerve fibre of the Squid. Axon-Schwann cell relationship. J. Ultrastruct. Res. **3**, 362—373 (1960).

- Waxman, S. G.: Micropinocytotic invaginations in the axolemma of peripheral nerves. *Z. Zellforsch.* **86**, 571—573 (1968).
- Young, J. Z.: The buccal nervous system of *Octopus*. *Phil. Trans. B* **249**, 27—44 (1965a).
- Young, J. Z.: The diameters of the fibres of the peripheral nerves of *Octopus*. *Proc. Roy. Soc. B* **162**, 47—49 (1965b).

Melle Colette Ducros
Laboratoire de Cytologie,
Université Paris VI
7 quai St Bernard
75 Paris-5ème
France