

L'organogenèse du pancréas exocrine chez la Daurade (*Sparus aurata* L.)

Jean-Pierre Diaz, Margarita Carmona-Sepulveda, Robert Connes

La valorisation des étangs littoraux suscite depuis plusieurs années l'entreprise d'une pisciculture extensive reposant sur le repeuplement de vastes espaces aquatiques en larves de poissons d'intérêt économique. La production de ces larves en quantité importante suppose une parfaite maîtrise de leur alimentation durant les premières semaines de vie libre. Aussi est-il nécessaire de trouver une nourriture adaptée aux capacités d'assimilation des larves au cours des différentes phases de leur développement et, pour dépasser le stade des essais empiriques, de connaître avec précision l'organogenèse de l'appareil digestif. Dans un tel contexte, l'étude du développement du pancréas exocrine présente un intérêt majeur, compte tenu du nombre d'enzymes produites par cet organe. Elle a été effectuée chez la Daurade, *Sparus aurata*, à laquelle est consacrée cette publication.

Si le pancréas exocrine des Mammifères, a servi de modèle depuis plus de trente ans pour illustrer le mécanisme de la synthèse protéique et de la sécrétion [1-3], celui des Poissons n'a été que très peu étudié et son ultrastructure n'est connue que depuis une dizaine d'années [4-6]. Les données concernant l'organogenèse sont encore moins nombreuses et issues pour la plupart de travaux anciens, dans lesquels les auteurs se sont surtout attachés à faire ressortir l'origine de la glande [7-10]. Des recherches plus

récentes, dont les résultats apparaîtront dans la discussion, fournissent quelques indications sur les principales étapes de l'organogenèse et l'apparition des premiers grains de zymogène [11-15]. Les seules données ultrastructurales permettant de comprendre la mise en place des fonctions pancréatiques et l'influence de l'alimentation sur l'organogenèse du pancréas concernent le Loup, *Dicentrarchus labrax* [16, 17].

Matériel et techniques

Matériel

L'étude du pancréas de l'adulte, préalable à celle de l'organogenèse, a été faite à partir de cinq Daurades de 20 à 30 cm de longueur totale, récoltées par chalutage en mer Méditerranée au large de Sète (France), à des profondeurs de 10 à 30 m.

Les larves nous ont été fournies par la Station IFREMER de Palavas, à partir d'un élevage intensif (100 œufs/l au départ) réalisé dans des bacs de 2 m³ d'eau maintenue à 20 °C. La nourriture, dispensée à partir du 5^e jour de vie libre, était constituée de Rotifères enrichis en acides gras et en acides aminés [18].

Des prélèvements ont été régulièrement effectués, de l'éclosion à l'âge de 45 jours. 10 individus étaient sacrifiés à chaque intervention : 5 pour la microscopie photonique et 5 pour la microscopie électronique.

Les stades de développement dont il sera fait état dans l'exposé des résultats, sont au nombre de trois. Le stade pré-larvaire, de l'éclosion (J0) à l'ouverture

de la bouche (J4), correspond sur le plan nutritionnel à une période strictement endotrophe au cours de laquelle l'individu vit exclusivement aux dépens de ses réserves vitellines. Le stade larvaire, de J4 à J40 environ, comporte une phase endo-exotrophe (de J4 à J16) caractérisée par une double origine de l'apport nutritionnel et une phase d'exotrophie stricte, après la disparition complète de la vésicule vitelline. Le début du stade juvénile est marqué par l'apparition des glandes gastriques, vers l'âge de 40 à 45 jours.

Techniques

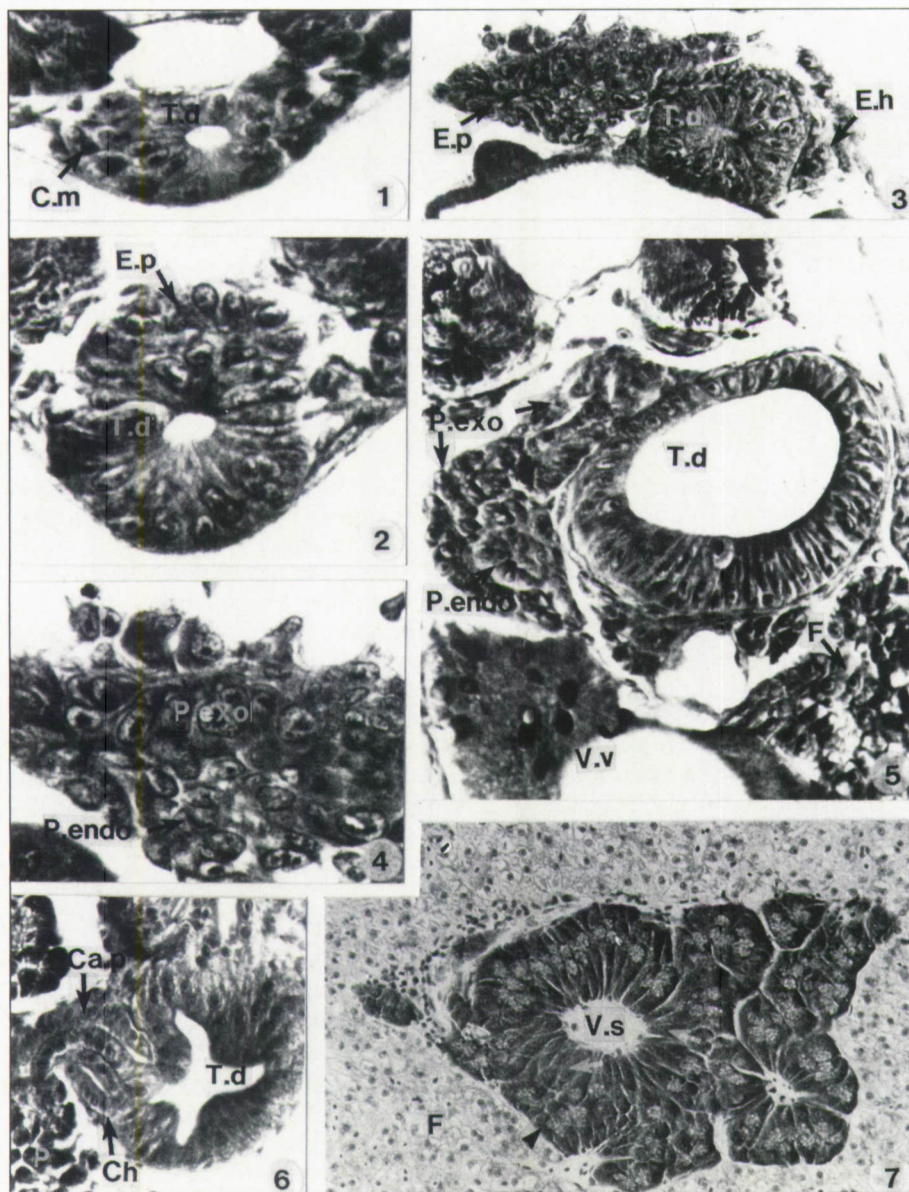
Les Daurades adultes ont été tuées et disséquées immédiatement après leur récolte pour prélever et fixer le pancréas.

Les pré-larves et les larves ont été anesthésiées par refroidissement de l'eau de mer puis fixées *in toto*. Les juvéniles ont été tués avant d'être disséqués.

Le matériel destiné à la microscopie photonique a été fixé à la température ambiante dans du Bouin alcoolique pendant 24 h. Il a été ensuite déshydraté à l'éthanol, inclus dans la paraffine et débité en coupes de 5 µm, colorées au trichrome de Masson.

Les pièces préparées pour la microscopie électronique ont subi la double fixation, glutaraldéhyde 2,5 % — acide osmique 1 % dans un tampon cacodylate (450 mOsm, pH 7,2) durant 1 heure à la température de la glace fondante [19]. Elles ont ensuite été rincées, déshydratées et incluses dans l'Epon 812. Les coupes ultrafines effectuées avec un ultramicrotome LKB ont été contrastées à l'acétate d'uranyle/nitrate de bismuth [20] et observées à l'aide d'un microscope JEOL 200 CX.

J.-P. Diaz, M. Carmona-Sepulveda, R. Connes : Laboratoire de Biologie Animale, Université de Montpellier II, 34095 Montpellier Cedex 5, France.



Figures 1 et 2. (x1250) Coupes transversales du tube digestif (T.d) d'une prélarve à l'éclosion passant successivement au niveau d'une zone précédant les ébauches hépatique et pancréatique (figure 1) et au niveau de l'ébauche pancréatique (figure 2); noter sur la première coupe l'épithélium endodermique monostratifié, entouré de cellules mésodermiques (C.m) et sur la seconde, une stratification de la paroi dorsale du tube digestif correspondant à l'ébauche (E.p).

Figures 1 and 2. (x1250) Cross sections of the gut (T.d), in a prelarva at hatching, corresponding to two levels: (figure 1) ahead of the primordial hepatic and pancreatic areas; the endodermic epithelium is monolayered and surrounded by mesodermic cells (C.m); (figure 2) at the dorsal epithelial thickening of the primordial pancreas (E.p).

Figure 3. (x560) Coupe transversale d'une prélarve âgée d'1 jour au stade des massifs latéraux. La coupe passe au niveau de l'ébauche pancréatique (E.p) et de l'extrémité de l'ébauche hépatique (E.h) situées respectivement à droite et à gauche du tube digestif (T.d).

Figure 3. (x560) Cross section of the gut (T.d) in a 1-day-old prelarva at the stage of hepatic and pancreatic lateral buds. The pancreas (E.p) is situated on the right side of the gut and the liver (E.h) on the left side. (E.h: end point of the primordial liver).

Figure 4. (x1200) Détail du massif pancréatique permettant de reconnaître la future glande exocrine (P.exo) et la future glande endocrine (P.endo).

Figure 4. (x1200) Lateral pancreatic bud in which two cell populations can be recognized: future endocrine (P. endo) and exocrine cells (P. exo).

Figure 5. (x620) Coupe transversale d'une prélarve âgée de 2 jours. Le pancréas exocrine (P.exo) qui renferme un îlot endocrine bien individualisé (P.endo) s'est développé en direction dorsale et ventrale autour du tube digestif (T.d). (F: foie; V.v: vésicule vitelline).

Figure 5. (x620) Cross section of a 2-day-old prelarva. The exocrine pancreas (P. exo), containing a well individualized endocrine islet (P. endo), surrounds the right side of the gut (T.d). (F: liver; V.v: yolk sac).

Figure 6. (x1250) Canaux pancréatique (Ca.p) et cholédoque (Ch) débouchant dans le tube digestif d'une larve de 10 jours. (P: pancréas).

Figure 6. (x1250) Pancreatic (Ca.p) and hepatic (Ch) ducts opening on the gut of a 10-day-old larva. (P: pancreas).

Figure 7. (x300) Pancréas exocrine localisé dans le foie (F) d'une Daurade adulte. Noter son organisation autour d'un vaisseau sanguin (V.s) montrant un manchon interne de cellules prismatiques (→) et un manchon externe de cellules pyramidales (▶).

Figure 7. (x300) Organization of exocrine pancreas around a blood vessel (V.s) in the parenchyma of adult Sea Bream liver (F), showing an internal sheath of prismatic cells (→) and an external sheath of pyramidal cells (▶).

Résultats

Apparition, mise en place et croissance du pancréas

L'ébauche pancréatique est en place au moment de l'éclosion. La région antérieure du tube digestif présente deux bourgeons correspondant à des épais-

sissements de la paroi qui peut porter à ce niveau deux ou trois couches de cellules alors qu'elle reste unstratifiée dans les autres régions (figure 1) et ne dépasse pas 10 µm d'épaisseur. Le premier bourgeon, ventral, correspond à l'ébauche hépatique. Le second, dorsal, situé plus en arrière, constitue l'ébauche pancréatique (figure 2) qui s'étend sur une longueur

de 70 µm environ et atteint 20 µm d'épaisseur dans sa partie médiane. Dans les 24 heures qui suivent l'éclosion les ébauches hépatique et pancréatique donnent naissance à des massifs latéraux situés à gauche pour le premier, à droite et légèrement plus en arrière pour le second (figure 3).

A J1, le massif pancréatique comprend deux types de cellules (figure 4): des

cellules, claires en microscopie électronique et rassemblées en un îlot central, ébauche du pancréas endocrine qui s'individualise dès J2 (figure 5) et des cellules basophiles composant le reste du massif correspondant à l'ébauche de la glande exocrine.

De J2 à J4, les cellules se différencient, s'organisent en tubules et se multiplient, augmentant l'épaisseur du massif qui s'étale en direction ventrale jusqu'au foie (figure 5) et en direction dorsale jusqu'à la vessie gazeuse.

Durant les périodes larvaire et juvénile, qui sont des périodes d'expansion pour cette glande, le pancréas (figure 6) progresse le long du tube digestif jusqu'à l'intestin postérieur mais il reste essentiellement localisé dans le mésentère proche de l'estomac et de l'intestin antérieur.

Chez l'adulte, le pancréas exocrine est diffus. Il est situé dans tout le mésentère qui entoure le tube digestif, en manchon autour des vaisseaux du système porte qu'il suit à l'intérieur du

foie (figure 7), autour de la vésicule biliaire, des canaux cystique et cholédoque. Il entoure certains îlots endocrines et pénètre à l'intérieur des plus gros. L'organisation des cellules est celle d'une glande tubuleuse.

Différenciation et évolution des cellules exocrines

Les cellules de l'ébauche et du massif latéral sont peu ou pas différenciées (figure 8). Leur rapport nucléoplasmique

Figure 8. (x11600) Cellule du massif pancréatique latéral d'une prélarve âgée d'1 jour. Noter le faible degré de différenciation, le rapport nucléo-plasmique élevé, le volumineux nucléole, l'abondance des ribosomes et le début d'organisation du réticulum endoplasmique granuleux (Reg).

Figure 8. (x11600) Differentiating cell in the lateral pancreatic mass with a high nucleoplasmic ratio, a large nucleolus (Nu) and a developed rough endoplasmic reticulum (Reg) in a 1-day-old prelarva.

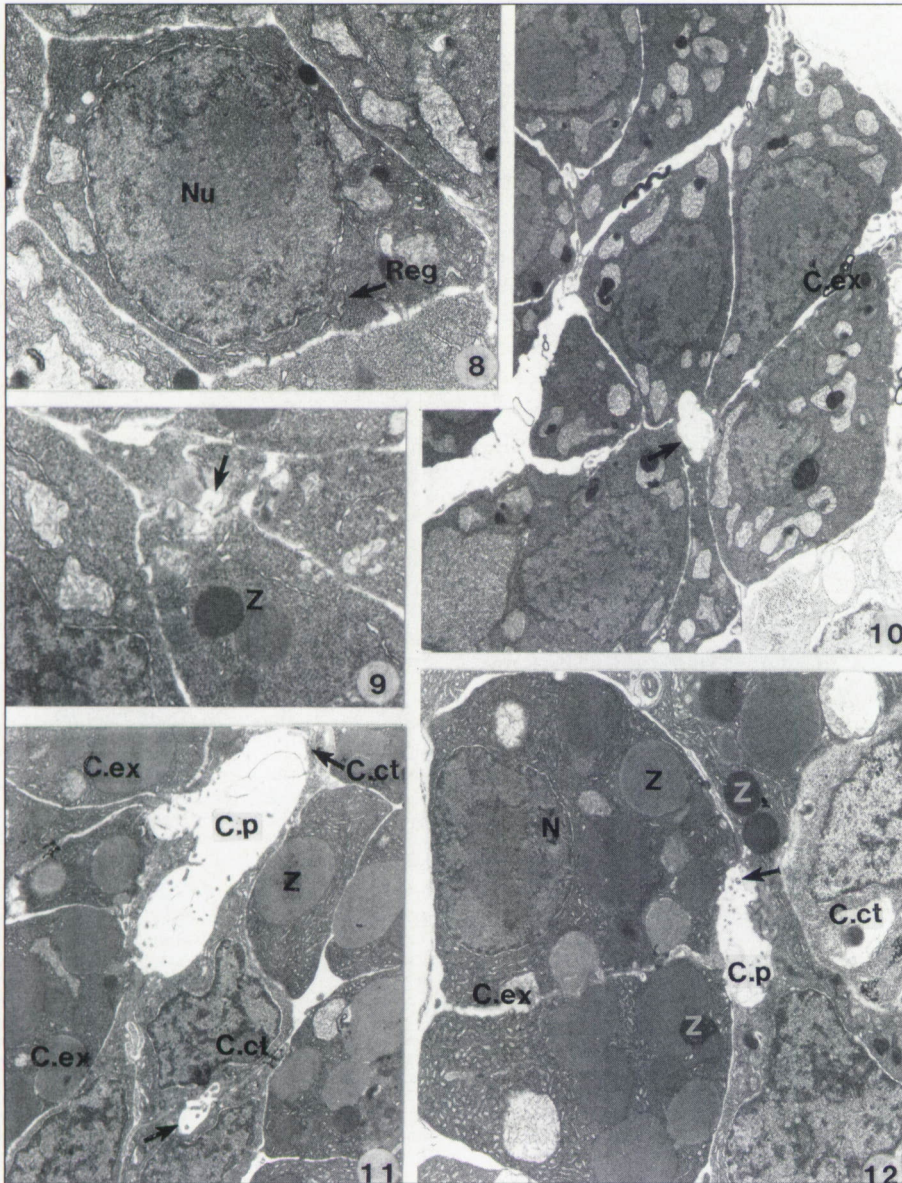


Figure 9. (x14200) Ébauche du système excréteur dans une prélarve de 2 jours sous forme d'une lumière étroite (→) séparant les extrémités apicales des cellules exocrines qui renferment les premiers grains de zymogène (Z).

Figure 9. (x14200) Apical poles of exocrine cells containing the first zymogen granules (Z) in a 2-day-old prelarva. Cells move apart to form the initial lumen (arrow) of the excretory canaliculus.

Figure 10. (x6600) Polarisation des cellules exocrines (C.ex) autour d'une lumière centrale (→) marquant le début de l'organisation des tubules chez une prélarve de 2 jours.

Figure 10. (x6600) Glandular organization of pancreatic cells in a 2-day-old prelarva. The differentiating cells (C.ex) are polarized around a central lumen (arrow).

Figure 11. (x7000) Canalicule (C.p) et canal (→) pancréatiques chez une prélarve de 4 jours. Le premier est bordé de cellules exocrines (C.ex) et de cellules centrotubulaires (C.ct), le second est limité par deux cellules centrotubulaires. (Z : grains de zymogène).

Figure 11. (x7000) Pancreatic canaliculus (C.p) and ductus (arrow) in a 4-day-old prelarva. The first is limited by exocrine (C.ex) and centrotubular cells (C.ct). The second is limited only by centrotubular cells. (Z : zymogen granules).

Figure 12. (x8100) Coupe semi-longitudinale d'une glande chez une prélarve de 4 jours. Les cellules exocrines (C.ex) renferment de nombreux grains de zymogène (Z) qui repoussent le noyau (N) vers la base. Les cellules exocrines et les cellules centrotubulaires (C.ct) émettent des microvillosités (→) dans la lumière du canalicule (C.p).

Figure 12. (x8100) Partial transverse section of a pancreatic tubule in a 4-day-old prelarva. Synthetic activity is very intense in exocrine cells (C.ex) and the zymogen granules (Z) displace the nucleus (N) toward the basal pole of the cell. The lumen of the canaliculus (C.p) contains microvilli (arrow) projecting from exocrine and centrotubular cells.

Summary

Organogenesis of the exocrine pancreas in the gilthead seabream (*Sparus aurata* L.)

J.-P. Diaz, M. Carmona-Sepulveda, R. Connes

For a number of years, the development of coastal lagoons has included extensive fish-farming operations based on the restocking of large aquatic zones with the larvae of fish species of economic importance. Producing large quantities of these larvae requires perfect control of feeding during the initial weeks of free life. Food suited to uptake abilities of the larvae during the various developmental phases must therefore be found. Similarly, accurate knowledge of gut organogenesis is required in order to go beyond empirical trials. In such a context, studying the development of the exocrine pancreas is of major interest due to the number of enzymes it produces. This has been studied in the Sea Bream by light- and electron-microscopical observation of larvae fed with Rotifera enriched with fatty acids and amino acids.

Three main phases were observed in organogenesis :

- appearance of the pancreatic primordium and its migration,
- differentiation of exocrine cells and organization of excretory-ducts,
- growth of the organ.

The pancreatic bud developed from stratification of the dorsal wall of the gut. Twenty-four hours after hatching, morphogenetic movements gave rise to a lateral mass to the right of the gut. Exocrine cells began to differentiate in this mass and to organize as tubules. The first zymo-

gen granules were synthesized on the second day after hatching.

While the pancreas increased in thickness and spread in a ventral direction, the exocrine cells accumulated zymogen granules of variable density ; these were numerous at the end of the prelarval period. The latter was also characterised by the formation of excretory system. Centrotubular cells appeared in the lumen of glands and formed pancreatic canaliculi with the exocrine cells. At the beginning of the larval phase, the pancreatic duct opened into the gut and excretion became effective, as was shown by a distinct decrease in the number of zymogen granules. In the larval and juvenile phases, the pancreas grows mainly in the mesentery. In adults it becomes a diffuse organ whose cells are organized as tubules. The rough endoplasmic reticulum is particularly well-developed in the cells ; activity of the Golgi apparatus appeared to be weak during the endo-exotrophic larval period but subsequently became more intense with zymogen granule synthesis becoming comparable to that of adults.

The weak secretory activity during the endo-exotrophic phase and change in zymogen granule synthesis during this period are discussed and compared with similar phenomena observed in the Sea Bass.

Cahiers Agricultures 1992 ; 1 : 101-8.

que est élevé, leur nucléole volumineux, et leur cytoplasme riche en ribosomes montre un début d'organisation du réticulum endoplasmique granulaire (REG).

La différenciation commence, 2 jours après l'éclosion, par une ébauche de polarisation. Les cellules étroitement juxtaposées prennent une allure grossièrement pyramidale ou piriforme (7 x 5 µm) et se disposent autour d'une lumière réduite délimitée par les

pôles apicaux, plus étroits que les pôles basaux (figures 9 et 10). À ce niveau, les membranes renforcent leur solidarité. La synthèse de zymogène débute au niveau des dictyosomes supranucléaires et les premiers grains, de 0,8 µm de diamètre, font leur apparition (figure 9).

À la fin du stade prélarvaire, l'organisation tubulaire de la glande est parfaitement visible. Les cellules sont légèrement plus grandes (10 x 6 µm)

Références

1. Ekholm R, Edlund Y. Ultrastructure of the human exocrine pancreas. *J Ultrastruct Res* 1959 ; 2 : 453-81.
2. Ekholm R, Zelander T, Edlund Y. The ultrastructural organisation of the rat exocrine pancreas. I. Acinar cells. *J Ultrastruct Res* 1962 ; 7 : 61-72.
3. Ekholm R, Zelander T, Edlund Y. The ultrastructural organisation of the rat exocrine pancreas. II : Centroacinar cells, intercalary and interlobular ducts. *J Ultrastruct Res* 1962 ; 7 : 73-83.
4. Marconi-Stipp AC, Ferri S. Electron microscope study of cytoplasmic inclusions in acinar cells of teleost (*Pimelodus maculatus*) pancreas. *Zool Anz* 1984 ; 212 : 117-21.
5. Marconi-Stipp AC, Ferri S, Sesso A. Fine structural analysis of a teleost exocrine pancreas cellular components — A freeze-fracture and transmission electron microscopic study. *Anat Anz* 1980 ; 147 : 60-75.
6. Beccaria C, Diaz JP, Connes R. Effects of dietary conditions on the exocrine pancreas of the sea bass, *Dicentrarchus labrax* L (Teleostei). *Aquaculture* 1992 ; 101 : 163-76
7. Laguesse E. Sur les bourgeons pancréatiques accessoires et l'origine du canal pancréatique chez les Poissons. *CR Soc Biol* 1893 ; 5 : 402-4.
8. Weber A. L'origine des glandes annexes. *Arch Anat Microsc* 1902 ; 5 : 506-716.
9. Nicolas A. Recherches sur le développement du pancréas, du foie et de la rate chez le Sterlet, *Acipenser ruthenus*. *Arch Biol Belg* 1904 ; 20 : 425-56.
10. Vorstman A. The development of the pancreas, the gall bladder, the ductus choledochus and the air bladder of *Esox lucius* L. *Biol Jaarboek* 1948 ; 15 : 87-105.
11. Vu TT. Étude du développement du tube digestif des larves de Bar, *Dicentrarchus labrax* (L.). *Arch Zool exper gen* 1976 ; 117 : 493-509.
12. Grizzle JM, Curd MR. Post-hatching histological development of the digestive system and swim bladder of longperch, *Percina crapodes*. *Copeia* 1978 ; 3 : 448-55.
13. Govoni JJ. Morphological, histological, and functional aspects of alimentary canal and associated organ development in larval *Leiostomus xanthurus*. *Rev Can Biol* 1980 ; 39 : 69-80.
14. Gabaudan J. Post-hatching morphogenesis of digestive system of striped bass. *PhD Dissertation*. Auburn University, Alabama, USA 1984 ; 154 p.
15. Cousin JCB, Baudin-Laurencin F. Morphogénèse de l'appareil digestif et de la vessie gazeuse du Turbot, *Scophthalmus maximus* L. *Aquaculture* 1985 ; 47 : 305-19.
16. Diaz JP, Connes R, Divanach P, Barnabé G. Développement du foie et du pancréas du Loup, *Dicentrarchus labrax* : I. Etude de la mise en place des organes au microscope électronique à balayage. *Ann Sci Nat Zool*, 1989 ; 10 : 87-98.
17. Beccaria C, Diaz JP, Connes R, Chatain B. Organogenesis of the exocrine pancreas in the sea bass, *Dicentrarchus labrax* L, reared extensively and intensively. *Aquaculture* 1991 ; 99 : 339-54.
18. Ounais-Guschemann N. Définition d'un modèle d'élevage larvaire intensif pour la Daurade *Sparus aurata*. Thèse Doctorat Univ Aix-Marseille II 1989 ; 183 p.

(figure 12). Le REG s'est beaucoup développé sous forme de nombreuses vésicules, de tubules et de quelques lamelles empilées. L'activité sécrétoire est matérialisée par la présence de nombreux grains de zymogène (1,6 µm de diamètre) de densité variable aux électrons. Ces inclusions occupent un important volume et repoussent le noyau à la base des cellules. Des microvillosités apicales font saillie dans la lumière bien individualisée des canalicules. Les cellules ont renforcé leur cohésion en développant des complexes de jonction avec leurs semblables et avec les cellules centrotubulaires, qui apparaissent au niveau des canalicules. Pendant la phase larvaire endo-exotrophe, le REG prend une place

considérable dans les cellules. La synthèse de zymogène, encore importante à J5 (figure 13), diminue (figure 15) tandis que les grains de zymogène acquièrent une structure hétérogène. Cette évolution structurale, à peine ébauchée à l'ouverture de la bouche (figure 13), s'accroît vers le 10^e jour (figure 15) et peut déboucher sur des grains dont le contenu condensé est entouré d'un halo clair (figure 14). Malgré la proximité des grains de zymogène, les canalicules béants ne contiennent aucune sécrétion (figures 14 et 15). Les larves âgées de plus de 20 jours, les juvéniles et les adultes présentent une organisation et un fonctionnement du pancréas tout à fait comparables. Les

cellules exocrines (figure 19) rappellent celles des autres Vertébrés. De forme pyramidale (10 x 7 µm) ou prismatique (37 x 10 µm) (figure 7), elles possèdent un noyau basal fortement nucléolé, un REG très développé et des mitochondries peu nombreuses et allongées. Les ribosomes leur confèrent une basophilie très marquée. De nombreux grains de zymogène de 1,6 µm de diamètre prennent naissance au niveau de dictyosomes supranucléaires par coalescence de vésicules golgiennes. Homogènes et très denses aux électrons, ils s'accumulent à l'apex des cellules (figures 17 et 21) avant de déverser leur contenu dans les canalicules dont la lumière est occupée par des microvillosités et par un produit d'excrétion

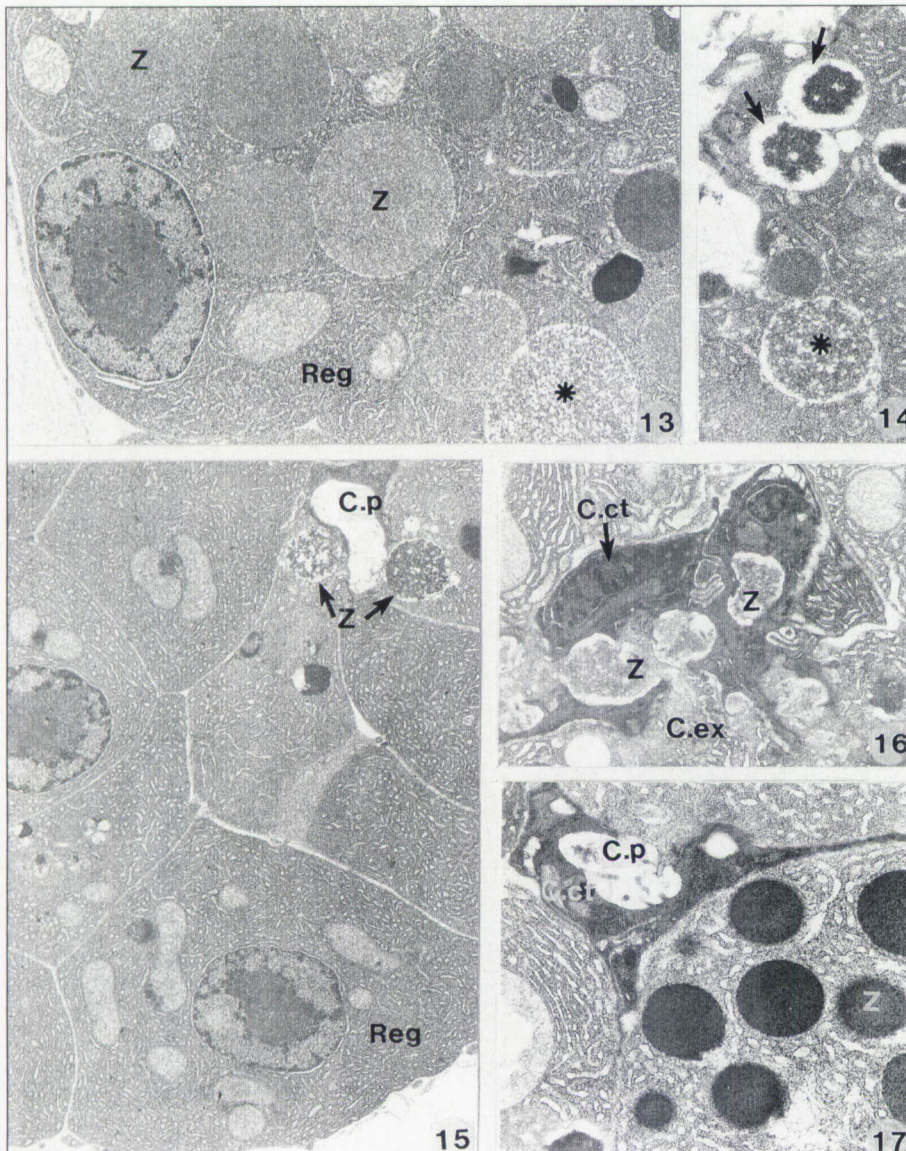


Figure 13. (x8600) Cellule exocrine d'une larve de 5 jours, riche en réticulum endoplasmique granuleux (Reg) et en grains de zymogène (Z) de densité variable; l'un d'eux (*) présente une structure hétérogène marquée.

Figure 13. (x8600) Exocrine cell in a 5-day-old larva. Note the high development of the rough endoplasmic reticulum (Reg). Zymogen granules (Z) are numerous and the structure of one of them (*) is heterogeneous.

Figure 14. (x12200) Grains de zymogène à structure hétérogène (*) ou présentant une sécrétion entourée d'un halo clair (→) chez une larve de 10 jours.

Figure 14. (x12200) Zymogen with an heterogeneous structure (*) or separated from the surrounded membrane by a clear halo (arrow) in a 10-day-old larva.

Figure 15. (x6800) Cellules exocrines et canalicules pancréatiques (C.p) d'une larve de 10 jours. Noter l'abondance du réticulum endoplasmique (Reg), l'aspect hétérogène et le petit nombre de grains de zymogène (Z).

Figure 15. (x6800) Exocrine cells and canaliculus (C.p) in a 10-day-old larva. The rough endoplasmic reticulum is very abundant. Zymogen granules (Z) have a heterogeneous structure and are scarce.

Figure 16. (x8700) Présence de zymogène (Z) dans la lumière d'un canalicule pancréatique d'une larve de 21 jours. (C.ct : cellule centrotubulaire ; C. ex : cellule exocrine).

Figure 16. (x8700) Transverse section of a canaliculus in a 21-day-old larva. Zymogen is excreted in the lumen. (C.ct : centrotubular cell ; C.ex : exocrine cell.)

Figure 17. (x12200) Grains de zymogène (Z) d'une grande homogénéité, au niveau de la région apicale des cellules exocrines d'une larve de 21 jours. (C.ct : cellule centrotubulaire ; C.p : canalicule pancréatique).

Figure 17. (x12200) Homogenous zymogen granules (Z) gathered in the apical region of exocrine cells in a 21-day-old larva. (C.ct : centrotubular cell ; C.p : pancreatic canaliculus).

(figures 16 et 21). Les figures de rejet de zymogène ont été très rarement observées.

Développement du système excréteur

Les premières ébauches du système excréteur sont visibles, dès le 2^e jour de vie libre, sous forme d'une lumière étroite séparant l'apex des cellules pancréatiques (figures 9 et 10). Ce n'est qu'à la fin du stade prélarvaire qu'apparaissent les cellules centrotubulaires (figures 11 et 12), allongées et

pauvres en organites. Elles limitent, avec les cellules exocrines, la lumière des canalicules qui est bien dilatée. Les canalicules se poursuivent par de petits canaux (figure 11) dont la paroi est constituée d'une simple assise de cellules étirées (1 ou 2 cellules par section). Les différents canaux aboutissent dans un conduit commun, le canal pancréatique, limité par des cellules cubiques et s'ouvrant sur la face ventrale du tube digestif à proximité immédiate du canal cholédoque (figure 6).

Les cellules centrotubulaires sont pré-

sentes dans tous les canalicules pancréatiques des larves (figure 17), des juvéniles et des adultes (figure 20). Leur position et leurs rapports avec les cellules exocrines font varier le diamètre de ces conduits. Chez les larves âgées et les juvéniles la paroi des canaux, formée de cellules cubiques, est doublée de fibres de collagène externes. Le système excréteur de l'adulte comporte, en outre, des canaux à paroi renforcée, composée de plusieurs assises de cellules cubiques, de fibres de collagène, de cellules conjonctives et musculaires.

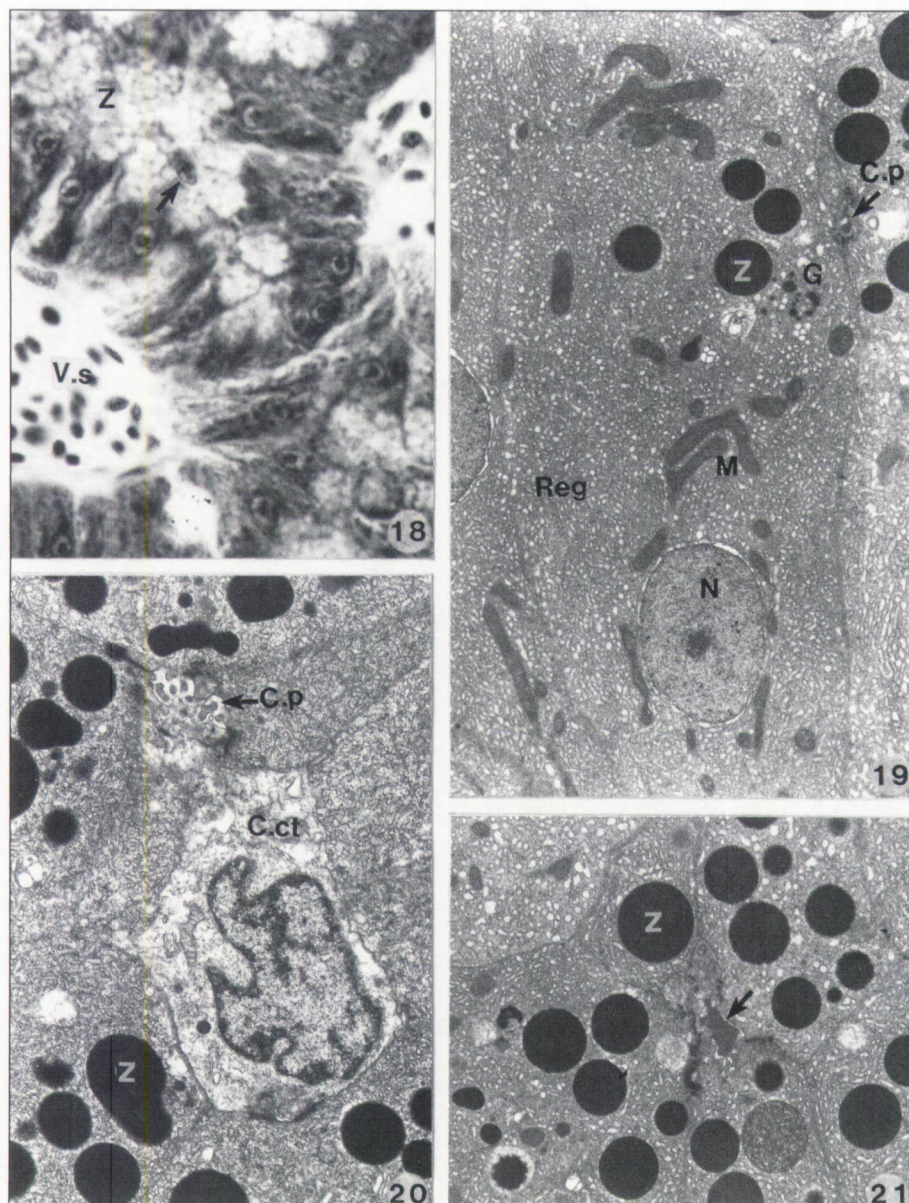


Figure 18. (x1200) Glandes pancréatiques situées autour de vaisseaux sanguins (V.s) d'une Daurade adulte. Noter l'abondance des grains de zymogène (Z) à l'apex des cellules et la présence de cellules centrotubulaires (→) qui signalent l'emplacement des canalicules.

Figure 18. (x1200) Exocrine pancreatic tubules around mesenteric blood vessels (V.s) in adult Sea Bream. Zymogen granules (Z) are very abundant in the apical region of the cells. A centrotubular cell (arrow) points out the location of a canaliculus.

Figure 19. (x5000) Vue d'ensemble d'une cellule exocrine de la Daurade montrant l'hyperdéveloppement du réticulum endoplasmique (Reg), l'activité golgienne (G) à l'origine des grains de zymogène (Z) et la présence d'un petit canalicule rempli de sécrétion (C.p). (M : mitochondrie ; N : noyau).

Figure 19. (x5000) Exocrine cell of an adult Sea Bream showing the high development of the rough endoplasmic reticulum (Reg) and zymogen granules produced by a dictyosome (G). The narrow lumen of a canaliculus (C.p) carries osmiophilic zymogen. (M : mitochondria ; N : nucleus).

Figure 20. (x8500) Cellule centrotubulaire (C.ct) et canalicule pancréatique (C.p) coupés transversalement chez une Daurade adulte.

Figure 20. (x8500) Cross section of a centrotubular cell (C.ct) and a canaliculus (C.p) in an adult Sea Bream.

Figure 21. (x5700) Coupe transversale d'une glande pancréatique de Daurade adulte. Les régions apicales des cellules exocrines sont bourrées de grains de zymogène (Z) et la lumière du canalicule est remplie de sécrétion (→).

Figure 21. (x5700) pancreatic tubule in an adult Sea Bream. Numerous zymogen granules are gathered at the apical pole of the exocrine cells. The narrow lumen of the canaliculus is filled up with osmiophilic zymogen.

Discussion

Le développement du pancréas de la Daurade comporte trois phases principales tout à fait semblables à celles qui ont été décrites chez le Loup [17] seule espèce de Téléostéen étudiée à ce jour en microscopie électronique : — apparition de l'ébauche par bourgeonnement de la paroi dorsale du tube digestif au moment de l'éclosion et migration sur le côté droit au cours de la première moitié de la période pré-larvaire ; — différenciation des cellules sécrétrices et organisation des canaux excréteurs pendant la deuxième moitié de la période pré-larvaire ; — fonctionnement et croissance de l'organe à partir du stade larvaire.

L'apparition du primordium pancréatique est aussi précoce que chez le Turbot [15] et le Loup [11, 16, 17]. L'ébauche est unique comme chez la Torpille [8] et le Loup [17], alors qu'elle est double (une dorsale et une ventrale) chez le Sterlet [10] et triple (une dorsale et deux ventrales) chez la Truite et le Brochet [7-9].

La formation d'un massif latéral faisant suite au bourgeonnement dorsal du tube digestif montre que l'ébauche pancréatique subit des mouvements morphogénétiques. Ceux-ci pourraient être du même ordre que ceux décrits au cours de l'organogenèse du pancréas des Mammifères [21] et impliquer une torsion du tube digestif.

La fin de la période pré-larvaire est caractérisée chez la Daurade par la différenciation des cellules pancréatiques et la mise en place du système excréteur. La différenciation va de pair avec la polarisation des cellules qui s'organisent en amas au centre duquel se forme l'ébauche du canalicule excréteur. Le développement du REG et de l'appareil de Golgi est révélateur de la mise en place de l'activité de synthèse. Les premiers grains de zymogène sont visibles dès le 2^e jour après l'éclosion alors qu'ils n'apparaissent qu'au moment de l'ouverture de la bouche chez le Petit Corbeau [13] et le Turbot [15]. Ces grains sont stockés dans les cellules dont ils occupent un volume important au moment du passage à l'exotrophie. Une telle accumulation se produit également chez le Loup [17] où elle paraît en parfaite corrélation avec l'augmentation de la

quantité de trypsine dans des broyats de larves, décelée par Alliot *et al.* [22] pendant la même période. Des observations du même ordre ont été réalisées chez le Rat nouveau-né dont les cellules acineuses sont bourrées de grains de zymogène occupant près de 45 % du volume cellulaire [23, 24]. L'ouverture de la bouche marque le début du fonctionnement du pancréas exocrine chez la Daurade. Le système excréteur est en place avec une organisation tout à fait comparable à celle de l'adulte hormis l'absence de gros canaux à paroi renforcée. Le canal pancréatique est ouvert et l'excrétion est effective comme en témoigne la nette diminution numérique des grains de zymogène.

Compte tenu de l'absence ou de la rareté des figures d'exocytose chez les larves et les adultes, le mode d'excrétion du zymogène reste énigmatique. Peut-on envisager un transit dans le cytosol d'une partie du zymogène suivi d'une sécrétion transmembranaire ? Ce mode de rejet n'a jamais été signalé chez les Vertébrés inférieurs mais il joue un rôle important chez les Mammifères comme en témoignent les résultats de Rothman [25], Ermak et Rothman [26], Romagnoli [27] et Adelson et Miller [28].

La densité aux électrons et la structure des grains de zymogène évoluent au cours du développement. La variation de densité, identique à celle observée chez le Loup [17] traduit peut-être une modification progressive du contenu enzymatique des grains allant de pair avec leur maturation. Chez le Loup, en effet, les travaux d'Alliot *et al.* [22] ont montré que l'équipement enzymatique d'origine pancréatique variait durant la vie larvaire. En ce qui concerne la structure, le passage des grains d'un état homogène à un état hétérogène au cours de la période endo-exotrophe pourrait conforter l'hypothèse d'une sécrétion transmembranaire progressive, sans exocytose.

La diminution sensible du nombre de grains de zymogène pendant la période endo-exotrophe peut être interprétée à la lueur des résultats obtenus chez le Loup [17]. La sécrétion du zymogène, en effet, dépend chez ce poisson des conditions alimentaires : elle est ralentie chez les larves soumises au jeûne ou à une alimentation inadaptée (particulières artificielles Kyowa) et stimulée chez

celles nourries d'*Artemia*. La faible activité sécrétoire enregistrée chez la Daurade pourrait donc résulter d'une réaction de l'organisme à l'inadaptation qualitative de l'aliment utilisé (des Rotifères en l'occurrence) pendant cette période.

Des travaux ultérieurs, menés parallèlement chez le Loup et la Daurade, dont l'évolution du pancréas présente de grandes analogies, permettront peut-être de vérifier ces hypothèses et de déterminer avec précision l'impact du régime alimentaire sur le fonctionnement du pancréas larvaire ■

Références

19. Glauert AM. Fixation, dehydration and embedding of biological specimens. In : Glauert AM, ed. *Practical methods in electron microscopy* 3, 1974 ; 1-207.
20. Riva A. A simple and rapid staining method for enhancing the contrast of tissue previously treated with uranyl acetate. *J Micr* 1974 ; 19 : 105-8.
21. Le Douarin N. Développement embryonnaire et organogenèse du tube digestif. In « *Traité de zoologie* ». Tome XVI, fascicule VII, chap III : les glandes annexes de l'appareil digestif. Paris : PP Grassé-Masson 1982 ; 814-63.
22. Alliot E, Pastoureaud A, Trelu J. Évolution des activités enzymatiques dans le tube digestif au cours de la vie larvaire du Bar (*Dicentrarchus labrax*). Variations des protéinogrammes et des zymogrammes. *Actes du colloque du CNEXO* 1977 ; 4 : 85-91.
23. Uchiyama Y, Watanabe M. Morphometric and fine structural studies of rat pancreatic acinar cells during early post natal life. *Cell Tissue Res* 1984 ; 237 : 123-8.
24. Ermak TH, Rothman SS. Zymogen granule size in pancreas of nursing Rats. *J Morph* 1986 ; 187 : 289-99.
25. Rothman SS. Enzyme secretion in absence of zymogen granules. *Am J Physiol* 1975 ; 228 : 1828-34.
26. Ermak TH, Rothman SS. Zymogen granules of pancreas decrease in size in response to feeding. *Cell Tissue Res* 1981 ; 214 : 51-66.
27. Romagnoli P. The physiology of pancreatic acinar cells : questions and perspectives on the secretory process. *BioEssays* 1984 ; 2 : 68-71.
28. Alderson JW, Miller PE. Pancreatic secretion by nonparallel exocytosis : potential resolution of a long controversy. *Science* 1985 ; 228 : 993-6.

Remerciements

Les auteurs remercient J.P. Selzner et A. Rossi du centre de Microscopie électronique de l'USTL, le personnel de la Station IFREMER de Palavas, ainsi que Mme C. Blasco et M.T. Noël pour leur excellente collaboration.

Résumé

L'organogenèse du pancréas exocrine de la Daurade comporte trois phases principales :

- le bourgeonnement dorsal du tube digestif donnant naissance, au moment de l'éclosion, à une ébauche qui migre sur le côté droit au cours de la première moitié de la période prélarvaire,
- la différenciation des cellules exocrines et l'organisation des canaux excréteurs durant les deux jours qui précèdent l'ouverture de la bouche,
- la croissance de l'organe chez les larves et les juvéniles.

Le bourgeon pancréatique dérive d'une stratification de la paroi dorsale du tube digestif. Dans le massif latéral, les cellules exocrines commencent à se différencier en se polarisant et en s'organisant en tubules. Elles synthétisent leurs premiers grains de zymogène deux jours après l'éclosion. La fin de la période prélarvaire est caractérisée par l'accumulation de nombreux grains de densité variable et par la mise en place du système excréteur, liée à l'apparition des cellules centrotubulaires. Au début de la phase larvaire, le canal pancréatique s'ouvre dans l'intestin et l'excrétion est effective comme en témoigne la nette diminution numérique des grains de zymogène. L'activité golgienne des cellules exocrines, qui paraît faible pendant la période endo-exotrophe, atteint un rythme plus important par la suite et devient tout à fait comparable à celle du pancréas adulte.

La faible activité sécrétrice et l'évolution des grains de zymogène pendant la phase endo-exotrophe sont discutées et comparées à des phénomènes semblables observés chez le Loup.

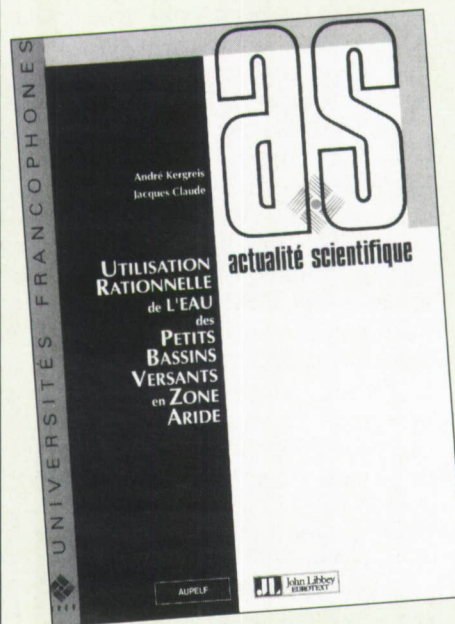
Utilisation rationnelle de l'eau des petits bassins versants en zone aride

A. Kergreis et J. Claude

Coédition John Libbey Eurotext
AUPELF/UREF
Collection Actualité Scientifique

ISBN : 0-86196-315-6
1991 - 356 pages

190 FF
80 FF Prix préférentiel :
Afrique, Asie, Amérique du Sud,
Haïti



L'utilisation rationnelle de l'eau des petits bassins versants est fondamentale pour une stratégie de lutte contre la sécheresse, parce qu'elle est rare et doit être gérée au plus juste, parce qu'elle est spatialement répartie sur toutes les surfaces agricoles et utilisables sur place sans transferts importants.

L'approche pluridisciplinaire de cet ouvrage devrait intéresser chercheurs, enseignants, étudiants et hommes de terrain. Ils y trouveront des communications de spécialistes sur :

- Les études fondamentales sur les données et leur interprétation et sur les mécanismes du bilan hydrologique et des transferts aux interfaces sol-plante-atmosphère conduisant à leur modélisation.
- Les études de cas sur des sites aménagés, dont les performances et les effets induits ont été suivis et mesurés, et qui démontrent tous à des degrés divers que la connaissance de ces mécanismes et l'utilisation des outils conceptuels les plus performants sont indispensables à une bonne mise en pratique des techniques d'utilisation de l'eau en agriculture.

BON DE COMMANDE

Veuillez me faire parvenir (...) exemplaire(s) de l'ouvrage **Petits bassins versants** au prix de **190 FF (80 FF, prix préférentiel) + 30 FF** de frais de port.

Veuillez trouver ci-joint mon règlement à l'ordre de John Libbey Eurotext.

Nom :
Fonction :
Adresse :
Code postal : Ville : Pays :

Éditions John Libbey Eurotext

6, rue Blanche - 92120 Montrouge - France. Tél. : (1) 47.35.85.52. Fax : (1) 46.57.10.09.