

Section 16 Zoologie

SOMMAIRE

BARETH : Un phénomène nouveau chez les insectes mis en évidence sur un représentant de la faune lorraine des apterygotes	164
LANOT : La formation des somites chez l'embryon du poulet	167
SHILT : Greffes hétéropolaires chez les planâtres	173
STEPHAN : Quelques problèmes concernant la régénération des planaires ..	177

UN PHENOMENE NOUVEAU CHEZ LES INSECTES MIS EN EVIDENCE SUR UN REPRESENTANT DE LA FAUNE LORRAINE DES APTERYGOTES

par

C. BARETH

Les δ de *Campodea remyi* possèdent des caractères sexuels secondaires qui se développent progressivement au cours des mues qui précèdent la maturité sexuelle. Ils appartiennent principalement au premier urosternite et consistent en un champ de poils glandulaires (jusqu'à 500) le long de la marge postérieure du 1^{er} sternite, en 2-3 rangs de poils grêles non sécréteurs en avant des phanères précédents, en un élargissement des appendices, en un nombre important de gros poils glandulaires a_1 à l'apex des appendices, en une plage subtrian-gulaire de phanères glandulaires a_2 plus minces que les a_1 et situés en avant d'eux.

Les premiers poils sternaux et les poils grêles apparaissent à la 4^e ou 5^e mue, l'élargissement des appendices se produit au même stade tandis que l'apparition des phanères a_2 a lieu à la 5^e ou 6^e mue. Les poils a_1 présents dès le stade I augmentent progressivement en nombre au cours des mues suivantes.

1° Structure des phanères et des glandes correspondantes

Cette structure a déjà été envisagée BARETH (1962, 1968), je ne la rappellerai que brièvement. Chaque poil est creux et sa lumière communique avec une grosse cellule glandulaire en massue pouvant atteindre 150 μ de long. La région apicale renflée contient le noyau, la région moyenne plus grêle sert de canal et l'extrémité s'élargit en une sorte de réservoir qui surmonte l'embase du poil. Les régions apicales et moyennes sont remplies de granulations incolores de 1 à 2 μ de diamètre. Dans le réservoir on trouve généralement un contenu amorphe.

2° Cycle saisonnier des poils glandulaires

Le rôle de ces formations glandulaires et le déterminisme de leur apparition restent énigmatiques. Toutefois, un fait nouveau et très important est la disparition saisonnière des phanères glandulaires sternaux, des phanères glandulaires a_2 des appendices et des glandes correspondantes BARETH (1966).

A la suite de récoltes faites régulièrement de 15 jours en 15 jours, tout au long d'une année, il m'est clairement apparu que les δ perdaient leur champ sternal et leurs phanères a_2 au cours du mois de septembre en 1 ou 2 mues. La température était alors de 14 à 16° à 15 cm de profondeur. La réapparition de ces mêmes phanères, se produit au cours du mois de mai en 1 ou 2 mues, la température étant de 12° environ au même endroit.

Les testicules sont au repos en l'absence des phanères glandulaires. Ils sont en activité lorsque les phanères sont présents.

J'ai étudié en élevage, l'action de températures constantes.

A 20°, la durée de l'intermue est d'une vingtaine de jours environ. Cette durée est de 40 à 50 jours à 10-12° (les Campodés muent toute leur vie).

a) *Animaux placés à 10-12°*. Récemment (1968), j'ai donné les résultats obtenus à partir de 3 lots d'animaux placés à cette température. Dans le lot n° 3 les 8 survivants avaient été examinés entre le 13-X-66 et le 5-X-67, et j'avais observé la réapparition des champs glandulaires après 1, 2 ou 3 mues. Cette même expérience a été poursuivie entre le 5-X-67 et le 26-VI-68, quelques faits nouveaux sont alors apparus ; 3 animaux sont morts entre temps et les 5 survivants ont tous perdu leur champ sternal une seconde fois et j'ai alors constaté que l'intermue qui suit immédiatement la perte totale ou partielle des phanères glandulaires est en moyenne 2 fois plus long (117 j.) que l'intermue qui précède cette élimination (52 j. en moyenne) ou qui la suit (53 j. en moyenne). Cet intermue a une durée 2 fois supérieure à celle des intermues normaux. J'avais constaté par ailleurs, sans pouvoir l'expliquer, que la 1^{re} mue des animaux de ce lot était apparue 110 j. en moyenne après leur mise en élevage. La différence de température, 14° dans la nature et 10-12° dans l'élevage, n'a qu'une faible part dans l'allongement de cet intermue. Le phénomène s'explique en remarquant que ce 1^{re} intermue fait suite à la perte des phanères (qui se situe à la mi-septembre et même fin septembre pour certains) et que sa durée est sensiblement égale à l'intermue de 117 jours que j'ai observé dans mes élevages à la suite de l'élimination des phanères.

Des faits du même ordre ont été observés dans nos lots n° 1 et n° 2 mais avec une régularité un peu moins évidente. En effet, dans 13 cas, l'allongement de l'intermue est indiscutable, et dans 5 cas, sa durée n'a pas subi de modifications appréciables.

b) *Animaux placés à 20-22°* : aucun allongement sensible de l'intermue n'est apparu après l'élimination des phanères.

En résumé, dans la nature, les δ de *C. remyi* sont porteurs d'un champ glandulaire du 15 mai environ à la mi-septembre, ce laps de temps correspond à l'activité sexuelle. Ils sont dépourvus de champ pendant l'autre partie du cycle annuel tandis que les testicules sont au repos.

La perte et la réapparition des phanères glandulaires peuvent se manifester entre 10 et 22° en l'absence de toute variation thermique. Le phénomène paraît donc indépendant de la température qui agit seulement en allongeant ou en raccourcissant les intermues, toutefois, à 10-12°, l'intermue qui suit immédiatement la perte des phanères se singularise par son allongement considérable.

3° Cycle saisonnier des glandes annexées aux poils

Les cellules glandulaires correspondant aux phanères involuent peu avant l'élimination des phanères, seules subsistent 2 ou 3 assises de noyaux. Cette structure demeure jusqu'en mars où la couche de noyaux augmente d'épaisseur par multiplication de ses noyaux. Petit à petit, s'ébauchent les nouvelles glandes et sous la cuticule apparaissent les nouveaux poils glandulaires qui seront libérés aux environs du 15 mai à la suite d'une mue. Le testicule reprend son activité à peu près en même temps que se différencient les glandes et les faisceaux de spermatozoïdes sont prêts à être émis fin mai alors que les poils glandulaires sont réapparus vers le 15 mai.

Le processus de régression ne touche que certaines espèces et jusqu'ici 3 d'entre elles manifestent le phénomène avec certitude. Les autres conservent leur garniture de phanères durant toute la mauvaise saison et leurs glandes restent fonctionnelles.

La régression saisonnière ressemble à la périodomorphose de certains Diplopodes Iulides, dans les 2 cas, ce sont les caractères sexuels secondaires qui sont le siège de modifications.

*Laboratoire de Zoologie approfondie
30, rue Sainte-Catherine, 54 - Nancy*

BIBLIOGRAPHIE

- BARETH (C.) 1962. — Histologie de quelques glandes tégumentaires chez *Campodea remyi* Denis. *Bull. Soc. zool. Fr.*, 87, pp. 280-288.
- BARETH (C.) 1966. — Régression temporaire d'un caractère sexuel secondaire chez *Campodea remyi* Denis. (Observations préliminaires.) *C. R. Acad. Sc.*, 262, pp. 165-167.
- BARETH (C.) 1968. — Biologie sexuelle et formations endocrines de *Campodea remyi* Denis. (Diploures Campodéidés.) *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 5, pp. 303-426.

LA FORMATION DES SOMITES CHEZ L'EMBRYON DE POULET

par

R. LANOT

A la fin de la première journée d'incubation, alors que la corde et la plaque neurale se sont différenciées, le mésoderme paraxial commence à se segmenter en somites. Cette segmentation va se poursuivre jusqu'au quatrième jour de l'incubation, pendant que des appareils apparus plus tardivement que les premiers somites, sont déjà fonctionnels.

Bien que le mécanisme de la segmentation soit connu depuis longtemps, ce n'est que récemment que l'étude causale du phénomène a été abordée chez le poulet.

Cette étude s'appuie sur deux séries d'hypothèses : l'une envisage le rôle éventuel de certains territoires de l'embryon, l'autre tente d'expliquer pourquoi il y a formation de métamères successifs.

Plusieurs auteurs ont affirmé que la plaque neurale détermine la segmentation du mésoderme (GRUNWALD 1935, FRASER 1960). Cependant, dans certaines conditions expérimentales des somites peuvent se former là où il n'y a pas de système nerveux. (WADDINGTON 1932, BELLAIRS 1963, MENKES et coll. 1962).

A la suite de sections transverses pratiquées sur de jeunes blastodermes, N. SPRATT (1955), constate que les somites ne se forment pas dans le fragment postérieur si la section passe 0,4 mm en arrière du nœud de HENSEN. D'autres expériences de marquage des cellules somitiques présomptives montrent que celles-ci s'écartent de l'axe au voisinage du nœud de HENSEN. SPRATT conclut de ces expériences qu'il existe deux centres formateurs des somites de part et d'autre du nœud de HENSEN. Mais d'autres auteurs (FRASER 1960, BUTROS 1962, BELLAIRS 1963), observent la formation de somites après l'excision des centres somitiques.

G. NICOLET a confirmé, dans de meilleures conditions expérimentales, l'observation de SPRATT. Cependant, en greffant le nœud de Hensen dans la ligne primitive du fragment postérieur, il observe la différenciation des somites. Il attribue au nœud de Hensen le rôle d'inducteur dans la formation des somites. Mais l'exérèse du nœud de Hensen chez l'embryon entier n'empêche pas la formation des somites. NICOLET explique cet effet par l'existence d'une substance

émise par les cellules du nœud de Hensen, qui imprégnerait la mésoderme avoisinant. Celui-ci serait ainsi déterminé et capable de transmettre sa détermination.

Quant à la cause même de la formation de structures métamériques, DALCQ (1947) imagine le mécanisme suivant : la formation des somites se ferait sous l'influence d'une substance diffusible répartie en gradients (organisine). Cette substance, à partir d'un certain seuil de concentration provoquerait l'agrégation des cellules. En même temps, la substance serait utilisée par les cellules, de sorte que sa concentration deviendrait momentanément insuffisante dans le voisinage pour que d'autres cellules se rassemblent. Ainsi s'expliquerait la formation de groupes cellulaires distincts les uns des autres.

Les expériences présentées ici analysent les effets du tissu neural, de la chorde, et des somites déjà différenciés ou en voie de l'être. Elles démontrent le pouvoir de régulation étendu du mésoderme somitique présomptif des lames segmentaires.

I. — Inhibition de la formation des somites

Le but de ces expériences a d'abord été d'empêcher la différenciation des somites par suppression de l'une des structures voisines du mésoderme somitique non différencié.

A) Suppression de l'ébauche neurale

La première série d'expérience visait à supprimer l'ébauche neurale.

Chez les embryons jeunes (stades ligne primitive à 8 somites), la suppression unilatérale du neurectoblaste dans la région du centre somitique n'empêche pas en général l'apparition de somites, ainsi sur 25 embryons opérés de la sorte, 20 se sont segmentés. Ceux qui ne se sont pas segmentés présentaient une fissure séparant, à la fin de l'expérience, la lame segmentaire de la chorde et du tube neural.

A des stades plus tardifs (36 à 48 heures d'incubation), l'exérèse d'un fragment du tube neural au niveau des lames segmentaires n'empêche jamais la différenciation des somites. Cependant, ces embryons évoluent de trois façons différentes : — l'endoderme se déchire et la chorde est déviée d'un côté. Dans ce cas, les somites qui se forment au contact de la chorde sont de taille normale, les somites controlatéraux sont plus petits ; — l'endoderme ne se déchire pas : les somites peuvent alors se former selon deux modalités. Si la cicatrisation se fait avec difficulté, les lames segmentaires restent séparées

et donnent deux rangées de somites. Si la cicatrisation est rapide, les lames segmentaires se soudent sur une longueur plus ou moins grande. Dans ce dernier cas, il apparaît une seule rangée de somites.

B) *Séparation d'une lame segmentaire d'avec la corde et le tube neural*

Séparée de l'axe par une incision longitudinale, la plaque somitique se segmente (six cas sur dix) pourvu qu'elle ne soit pas distendue par la traction exercée par le blastoderme. Cependant, la lame segmentaire isolée présente dans certains cas, des retards ou des irrégularités de la segmentation.

C) *Séparation du mésoderme insegmenté d'avec les organes axiaux et les somites formés ou en formation*

Que se passe-t-il si l'on isole la lame segmentaire des organes axiaux et des somites formés ou en voie de l'être ?

Pour réaliser cet isolement, les embryons sont colorés légèrement en rouge neutre, puis une incision longitudinale est pratiquée qui isole la lame segmentaire de l'axe. La séparation d'avec les somites différenciés ou sur le point de l'être se fait par une incision transversale passant en arrière du dernier somite ou à une distance correspondant à la longueur de 1,5, 2 ou 3 somites en arrière du dernier somite reconnaissable.

Les résultats sont les suivants :

	Lame segmentaire complète	Lame segmentaire — 1,5 somite	Lame segmentaire — 2 somites	Lame segmentaire — 3 somites
Segmentation	22	7	0	0
Absence de segmentation	8	12	4	6
Nombre total d'embryons	30	19	4	6

On voit que l'excision de la partie crâniale de la lame segmentaire empêche, la plaque somitique étant isolée de l'axe, la formation de nouveaux somites.

Cependant, chez certains embryons, toute différenciation de nature somitique n'est pas exclue et si l'on ne colore pas les embryons au rouge neutre (on injecte alors du noir animal en suspension gélosée sous le blastoderme) des somites peuvent se différencier (5 cas sur 8), mais en nombre très réduit, les derniers sont de très petite taille et

se découpent au bord interne de la lame segmentaire. En arrière de ces somites, le mésoderme reste insegmenté, de plus, sa croissance est réduite. Ce matériel non segmenté tend à s'incorporer aux lames latérales.

II. — Rôle des structures voisines dans la différenciation des somites

Si, chez des embryons colorés au rouge neutre, l'on isole un fragment postérieur de lame somitique avec soit la bande de tissu neural qui lui correspond, soit avec un segment de corde, il apparaît dans tous les cas des somites normaux en taille et en nombre.

Il apparaît de même des somites lorsque l'on laisse la lame segmentaire en continuité avec les deux derniers somites.

Les structures voisines des lames segmentaires sont donc nécessaires à la différenciation normale des somites. Il est d'autre part évident que le matériel de lame segmentaire n'est pas déterminé, sauf dans la région antérieure.

Ce dernier point peut être vérifié dans des expériences de régulation.

III. — Expériences de régulation

A) *Régulation des excédents*

Nous avons vu qu'après excision du tube neural, les lames segmentaires peuvent se souder et ne former qu'une seule rangée de somites (7 cas observés).

B) *Régulation des déficiences*

Si l'on fissure la lame segmentaire sur toute sa longueur, des somites peuvent se former de part et d'autre de la lésion. Il s'en forme toujours dans la demi-lame interne. La segmentation est plus ou moins complète dans la demi-lame externe ; chez les embryons colorés au rouge neutre, la régulation ne se fait pas, en général (18 cas sur 22), si la demi-lame est isolée des somites ; elle se fait, le plus souvent (5 cas sur 8), si la demi-lame reste au contact des somites. Chez les embryons non colorés, la demi-lame externe isolée des somites peut se segmenter mais toujours incomplètement.

C) *Régulation de la polarité*

Si la polarité antéro-postérieure de la lame segmentaire est inversée, des somites peuvent cependant se différencier aux mêmes niveaux que dans la lame restée en place (2 cas).

Discussion

Ces résultats montrent que le matériel des lames segmentaires n'est pas complètement déterminé.

Il acquiert sa détermination au contact de la chorde et du tube neural et dans une moindre mesure, des somites déjà différenciés. La partie apicale de la lame segmentaire est déterminée puisqu'une certaine différenciation y est possible ; mais la qualité de cette différenciation décroît rapidement.

Les expériences de régulation confirment ces conclusions. Si l'on compare ces résultats à ceux de NICOLET, il apparaît que le mésoderme somitique indifférencié se comporte différemment au contact du tube neural selon qu'il a subi ou non l'influence du nœud de Hensen. Lorsque NICOLET sectionne le blastoderme 0,4 mm en arrière du nœud de Hensen, il n'apparaît pas de somite bien qu'un tube neural se développe, mais les lames segmentaires ne s'édifient pas non plus. Si le nœud de Hensen n'induit pas la différenciation des somites eux-mêmes, il est probable qu'il joue un rôle prédominant au moment où le matériel mésodermique acquiert sa compétence.

Tous les faits évoqués sont favorables à l'idée qu'il existe une substance diffusible responsable de la formation des somites. Dans la lame segmentaire, cette substance semble répartie selon un gradient céphalo-caudal et, vraisemblablement, aussi selon un gradient dorso-ventral. Cette répartition semble calquée sur celle qui existe dans la chorde et le tube neural.

Dans ces deux structures, le taux de cette substance hypothétique varie au cours du développement et le seuil d'efficacité se déplace de l'avant vers l'arrière. Ceci est montré clairement lorsqu'on isole complètement un fragment de lame segmentaire dont l'apex a été supprimé : en arrière de la zone non segmentée, les somites se forment au contact de l'axe et au même niveau que les somites contro-latéraux. Ce sont donc les structures axiales qui, en définitive, sont responsables de l'allure du phénomène.

Il est probable que ce soit la chorde, ou son ébauche dans le nœud de Hensen, qui est l'initiatrice de cette propriété.

Le fait que dans la lame segmentaire isolée de l'axe et privée de sa partie apicale, il ne se forme que quelques somites, dont les derniers sont de taille réduite, montre que le facteur responsable de la différenciation des somites s'épuise. Cette constatation est favorable à l'hypothèse de DALCQ. On pourrait tirer la même conclusion en comptant les effets de l'excision d'un fragment plus ou moins long

à l'avant de la lame segmentaire. La fréquence avec laquelle les somites apparaissent diminue à mesure que l'on prélève un fragment plus grand. On observe même quelques défauts de segmentation dans des plaques somitiques entières mais isolées de l'axe et des somites. Il est vraisemblable que la coloration au rouge neutre est responsable de cet effet.

BIBLIOGRAPHIE

- BELLAIRS R. — The development of somites in chick embryo *J. embryol. exp. Morph.*, 1963, *11*, pp. 697-714.
- BUTRCS J. — Studies of the inductive action of the early chick axis on isolated postnodal fragments. *J. Exp. Zool.*, 1962, *149*, pp. 1-19.
- GRÜNWARD P. — Teratologische Untersuchungen über die mutmasslichen Beziehungen der abnormen und normalen Medullaranlage zur Entwicklung der Urwirbel beim Huhne. *Arch. Entw. mechan.*, 1935, *133*, pp. 664-693.
- LANOT R. — Analyse expérimentale de la formation des somites mésodermiques chez l'embryon de poulet. *C. R. Assoc. Anat.*, 1967, *138*, pp. 740-749.
- MENKES B., MICLEA C., ELIAS St., DELEANU M. — Cercetari asupra formarii organelor axiale I. Studii asupra differentierii somitelor. *Studii si cercetari. Stiinte medicale*, 1961, *8*, pp. 7-33.
- MENKES B. et MICLEA C. — Cercetari asupra formarii organelor axiale III. Possibilitatile de vindicare si reorganizare a mesodermului axial presomitic în urma disocierii mecanice. Formarea de somite supranumerare. *Studii si cercetari. Stiinte medicale*, 1962, *9*, pp. 203-280.
- WADDINGTON C. — Experiments on the development of chick and duck embryos cultivated in vitro. *Phil. Trans. Roy. Soc. B.*, 1932, *221*, pp. 179-230.

GREFFES HETEROPOLAIRES CHEZ LES PLANAIRES

par

J. SCHILT

Le but des expériences relatées ici était de reproduire des situations identiques à celles observées dans des cas d'excroissances spontanées creusées d'une caverne. Une telle caverne est tapissée d'un épiderme de type ventral, qui s'étale en une sole sur la face dorsale de la planaire si la voûte de l'excroissance vient à se rompre (STEPHAN, 1962).

Technique utilisée

C'est celle des autogreffes hétéropolaires en différentes régions de *Dugesia lugubris* : prépharyngienne, pharyngienne et postpharyngienne. Elle consiste à découper dans ces régions un fragment, rectangulaire ou carré, que l'on réimplante sur place après lui avoir donné une orientation définie et notamment en polarité dorso-ventrale inverse (STEPHAN et SCHILT, 1967).

Les opérés sont suivis pendant un certain temps (jusqu'à 5 mois) et observés et dessinés périodiquement, puis ils sont fixés au Bouin Hollande et colorés à l'hémalun-éosine ou à la triple coloration de Prenant.

Je n'ai retenu que les individus chez lesquels le greffon s'est parfaitement soudé sur toutes ses faces.

A. Opérations en région prépharyngienne

1. Aspect macroscopique

— Si le greffon est placé en polarité dorso-ventrale normale, il s'intègre parfaitement à l'hôte. Le liseré de cicatrisation, clair au départ, se pigmente peu à peu, et au bout de quelques semaines, aucune trace de l'opération n'est plus visible. En aucun cas, il n'y a eu d'excroissance ; dans 3 cas seulement, sur un total de 14, il y eut des yeux induits à la bordure primitivement antérieure du greffon. Il s'agissait de greffons orientés à 90 ° par rapport à l'hôte.

— Dans le cas d'une réimplantation en polarité dorso-ventrale inverse, l'épiderme dorsal du greffon affronte l'épiderme ventral de l'hôte et vice-versa. Alors, 5 à 11 jours après l'opération, il apparaît de petits blastèmes sur les liserés de cicatrisation. Ces blastèmes évo-

luent conformément à leur situation par rapport au greffon, sans égard pour leur situation vis-à-vis de l'hôte : les blastèmes de l'ancien bord antérieur du greffon en têtes, les blastèmes postérieurs en queues, les latéraux en bords latéraux. Dans les meilleurs cas, les 4 blastèmes antérieurs et postérieurs se développent tous. On obtient alors 2 petites planaires supplémentaires (une dorsale, une ventrale) orientées comme le greffon. D'autres fois, seuls un à trois blastèmes se développent, mais la tête antérieure dorsale est toujours présente.

2. *Etude histologique*

Les tissus de formations surnuméraires ne diffèrent pas de ceux de l'hôte. Les épithéliums sont semblables, de même que les cellules glandulaires. On trouve en particulier les bandelettes adhésives marginales à leur place habituelle. Les diverticules digestifs communiquent avec ceux de l'hôte. Il peut apparaître un ou plusieurs pharynx à l'intérieur du greffon. Seul, le plus dorsal de ces pharynx possède une bouche située sur l'épiderme ventral du greffon. Les pharynx sont parfois doubles (avec une racine commune) ou simplement situés dans la même gaine. Ils sont orientés conformément au greffon.

— Le jeûne prolongé auquel ont été soumis les opérés, a provoqué une régression des organes génitaux. Les testicules du greffon ont semblé régresser plus vite que ceux de l'hôte.

— Les cordons nerveux du greffon (reportés dorsalement) constituent les cordons des formations dorsales (par rapport à l'hôte) : à la face antérieure du greffon, ils s'épaississent pour former des ganglions cérébroïdes. Il y a toujours deux cordons nerveux dans le régénérat même si le greffon n'en comporte qu'un seul.

B. Région pharyngienne

Les modalités de l'expérience sont identiques à celles du cas précédent. Le greffon comprend le pharynx et un peu de tissu latéral à celui-ci.

1. *Aspect macroscopique et nombre de cas*

— Aucune excroissance n'apparaît quand il n'y a pas de retournement dorso-ventral. Au bout de quelques jours, la trace de l'opération n'est plus marquée que par une dépigmentation au niveau de la suture et la position décalée de la bouche dans le cas d'une rotation du greffon. Cependant, il apparaît — dans 9 cas sur les 10 où il y a eu rotation — une bouche immédiatement en avant du greffon (par rapport à l'hôte).

— Dans le cas de retournement dorso-ventral, on observe un phénomène semblable à celui observé dans les expériences en région prépharyngienne, à savoir qu'au niveau des lignes de soudure, il apparaît des blastèmes qui se développent en excroissance, mais on n'observe que rarement l'apparition d'yeux (2 cas sur 22). Au contraire, les excroissances antérieures et postérieures ont l'aspect morphologique de queue. Là encore, l'examen sur le vivant permet d'observer une bouche devant le greffon dans 3 cas sur 10 où le greffon est en polarité antéro-postérieure normale, 1 sur 2 après rotation de 90° et 7 sur 10 après rotation de 180°.

2. *Histologie*

Le système nerveux se prolonge dans les excroissances, mais il n'y a pas d'épaississement ganglionnaire, sauf dans 2 cas.

La présence d'un pharynx supplémentaire coïncide en général avec celle d'une bouche supplémentaire. C'est-à-dire qu'il n'y en a pas si le greffon est remis en place avec toutes ses orientations normales. Il y en a dans les 10 cas où le greffon fut retourné autour d'un axe transverse (orientations dorso-ventrales et longitudinales inverses). Il arrive qu'un pharynx inversé n'ait pas de bouche propre, que le pharynx greffé glisse vers le territoire hôte ou qu'il soit perdu.

C. Région postpharyngienne

Les opérations dans cette région sont difficiles du fait du rétrécissement de l'animal derrière l'organe copulateur. Trois implantations correctes furent obtenues avec retournement dorso-ventral (1 à 0°, 2 à 180°). Il y eut des excroissances en forme de queues.

Discussion et conclusion

Les données suivantes ressortent clairement de ces expériences.

1. Une excroissance se constitue chaque fois qu'il y a retournement dorso-ventral, c'est-à-dire que l'épiderme ventral du greffon est affronté à l'épiderme dorsal de l'hôte et vice-versa. L'orientation longitudinale n'a rien à voir dans ce processus, ce qui paraît exclure du même coup l'intervention des cordons nerveux, contrairement à ce que pensait MORGAN (1906). L'orientation transverse du greffon, qui entraîne des solutions de continuité dans les cordons nerveux, n'a par lui-même aucun effet.

2. En région prépharyngienne, l'excroissance formée à la marge physiologiquement antérieure du greffon se différencie en tête. Du

côté dorsal de l'hôte, les ganglions néoformés s'associent normalement au système nerveux du greffon ; mais du côté ventral, l'association aux cordons de l'hôte, si elle se réalise, peut le faire en inversion de polarité. La polarité des excroissances est donc sous la dépendance du greffon ; l'innervation ne paraît pas en cause.

Cependant, des greffons prépharyngiens, ne comprenant pas de cordons nerveux, parce que pris et réimplanté entre les cordons nerveux de l'hôte, n'ont différencié de tête que dans 1 cas sur 10. Les cordons nerveux pourraient donc favoriser cette différenciation.

3. En région pharyngienne (et postpharyngienne), il ne s'est formé que des structures caudales. On peut émettre provisoirement l'hypothèse que les sections antérieures de ces greffons ont une moindre capacité à différencier des têtes et que cette capacité est inhibée par l'implantation.

4. Un pharynx apparaît généralement dans les greffons prépharyngiens réorientés. Cela pourrait s'expliquer par une induction émanant de la tête néoformée. Il en apparaît aussi devant un greffon pharyngien réorienté, comme si la région prépharyngienne avait été isolée. Ce résultat est difficile à comprendre actuellement.

BIBLIOGRAPHIE

- MORGAN L.-H., 1906. — Regeneration of grafted pieces of Planarians. *J. exp. Zool.*, 3, 269-294.
- STEPHAN F., 1962. Tumeurs spontanées chez la planaire *Dugesia tigrina*. *C. R. Soc. Biol.*, 156, 920-922.
- STEPHAN F. et J. SCHILT, 1967. — Expériences d'autogreffes hétéropolaires chez la planaire *Dugesia lugubris* O. Schmitt. *C. R. Acad. Sc. Paris, sér. D.*, 264, 3016-3019.

QUELQUES PROBLEMES CONCERNANT LA REGENERATION DES PLANAIRES

par

F. STEPHAN

Beaucoup de Planaires sont capables de régénérer un individu complet à partir d'un fragment du corps. La région postérieure en particulier peut reconstituer la tête avec le cerveau et les yeux, ainsi que la région moyenne avec le pharynx (ou trompe) et la bouche.

Diverses expériences ont démontré l'existence d'influences inductrices et inhibitrices dans ces processus. Chez la Planaire *Polycelis nigra*, à yeux marginaux, donc éloignés du cerveau, le territoire oculaire se reconstitue après son excision, mais les yeux ne s'y différencient que si le cerveau est présent (LENDER, 1952). L'induction se fait par voie humorale, grâce à une substance extractible ayant une activité interspécifique. Le cas du pharynx est différent. SENDEL (1951-1953), a montré qu'un cerveau greffé en territoire postpharyngien y induit toute une région pharyngienne capable de faire un pharynx et de le reconstituer ensuite par elle-même, sans nouvelle intervention du cerveau. Réciproquement les extraits de cerveau, capables d'induire les yeux, inhibent la régénération d'un cerveau (LENDER). Les yeux eux-mêmes inhibent, chez *Polycelis*, la formation de nouveaux yeux à leur voisinage immédiat (PENTZ et SEILERN-ASPANG, 1961).

Ces résultats cadrent parfaitement avec le schéma, proposé par WOLFF et LENDER (1962), selon lequel le cerveau se différencie en premier lieu dans la régénération antérieure, induisant d'une part les yeux, d'autre part les régions post-céphaliques en cascade. A chaque niveau des influences inhibitrices se feraient jour, qui limiteraient la régénération.

Le schéma a le mérite d'être clair. Mais il ne peut, de façon simple, englober l'appareil génital. D'autre part, des résultats troublants ont été obtenus pour le pharynx. ZILLER-SENDEL a constaté une inhibition de pharynx à pharynx dans les expériences de greffe. Elle a aussi obtenu des actions inhibitrices avec des extraits, malheureusement pas avec ceux de pharynx comme on s'y attendrait, mais avec des extraits de régions pharyngiennes privées de pharynx, qu'on eût supposés plutôt inducteurs. Enfin, le problème de la détermination du cerveau reste entier. On ne sait quelle est dans cette détermination l'influence de la base et, plus spécialement, des troncs nerveux anciens.

Quelques cas tératologiques et des expériences faites dans mon laboratoire, en vue de les reproduire, peuvent jeter certaines lueurs sur les problèmes en suspens.

Dans un élevage de *Dugesia tigrina* — une Planaire d'origine américaine, qui dans nos eaux se reproduit uniquement par scissiparité, c'est-à-dire par section transverse suivie de régénération — quelques individus ont présenté qui des excroissances dorsales, qui des pharynx ou des yeux supplémentaires.

Parmi les planaires à formations multiples, certaines eurent une descendance de planaires normales. D'autres, au contraire, isolaient systématiquement des fragments postérieurs qui développèrent deux ou plusieurs pharynx, ainsi que des yeux supplémentaires. L'étude attentive de ces individus devait révéler qu'ils avaient toute une partie du corps plus ou moins dédoublée dans le sens longitudinal.

La planaire normale se présente comme un ruban épaissi dans l'axe, donc avec une légère crête, laquelle est soulignée par une ligne pigmentaire plus ou moins nette. Les individus qui transmettent la polypharyngie ont, au niveau de leurs pharynx, et plus en arrière, deux crêtes et deux lignes pigmentaires (ou même trois). Ils ont aussi des anses digestives supplémentaires à ces niveaux, où l'individu normal n'en a que deux, flanquant le pharynx. Qu'une scission se fasse à travers ces deux crêtes, le fragment qui s'isole régénère un pharynx sous chaque crête — éventuellement plus — ; il régénérera aussi deux crêtes vers l'avant et formera une tête plus ou moins dédoublée. Et, bien sûr, ce nouvel individu pourra transmettre son anomalie par voie de scissiparité (STEPHAN, 1965).

Une bande médiane plus ou moins large se trouve donc reproduite deux ou trois fois chez ces Planaires qui sont de véritables monstres doubles ou triples comparables à des jumeaux dits siamois. Ils ont la particularité de faire leurs organes homologues en même temps et aux mêmes niveaux transverses du corps. L'expérience montre qu'ils sont capables de régénérer un pharynx excisé même si le voisin a été laissé en place. Et si les deux pharynx sont excisés en même temps, ils régénèrent tous les deux, sauf si les excisions — pour avoir été trop larges —, ont conflué en un trou unique.

Les excroissances pouvaient être occasionnelles. Mais certaines apparaissaient systématiquement chez la plupart des descendants d'une planaire atteinte. Parfois elles s'y rencontraient à la file, formant ensemble comme une chaîne de montagne. Elles pouvaient rester en dômes ou pitons ou s'ouvrir en cratère au sommet, laissant échapper un cordon de mucus. Certains de ces cratères se sont évasés par la

suite et leurs bords se sont développés pour former une tête, une queue, voire une petite Planaire autosite à polarité dorso-ventrale inversée. Les parois internes du cratère en formaient la face ventrale, les parois externes devenaient sa face dorsale qui se raccordait à celle de l'hôte.

L'étude histologique a révélé dans les excroissances apparemment simples, l'existence de cavernes plus ou moins développées, remplies de débris cellulaires et de mucus. Les anfractuosités les plus réduites n'ont pas de parois propres. Mais les cellules bordantes se disposent en épithélium plat, puis plus haut sur les cavités plus grandes ; alentour se multiplient les cellules glandulaires acidophiles qui déversent leurs sécrétions dans la caverne. Lorsque la paroi se rompt, que le contenu de la caverne se vide, il apparaît que son revêtement épithélial est cilié, qu'il présente les caractères d'un épiderme ventral. Les cellules acidophiles se déversent alors à la marge de l'ouverture et se groupent comme les glandes adhésives caractéristiques de la marge ventrale de ces planaires. Même l'innervation est présente sous cet épiderme, en liaison avec les cordons ventraux de l'hôte. Elle s'épaissit en ganglions céphaliques au voisinage des yeux, lorsque ceux-ci se sont formés. Cette innervation peut se prolonger en un cordon longitudinal dorsal au-dessus duquel se trouvent les structures creuses décrites et les excroissances. L'existence de ce cordon nerveux dorsal et de ses structures associées expliquerait leur transmission aux fragments qui s'isolent au cours des scissions successives et la réapparition d'excroissances en ligne.

Expérimentalement quelques excroissances simples pourvues d'yeux ont été obtenues par des brûlures à l'électrocautère (STEPHAN et SCHILT). Elles ont la même structure de principe que les excroissances spontanées : cavernes, éléments glandulaires, innervation, tout cela peut s'y trouver. Mais les résultats obtenus ne permettent pas de tirer de conclusions quant au processus de formation de l'excroissance, de savoir par exemple si celle-ci est cause ou conséquence de la prolifération nerveuse.

D'autres expériences furent entreprises alors, consistant à retourner sur place des fragments prépharyngiens, pharyngiens ou post-pharyngiens, pour amener l'épiderme ventral et les cordons nerveux en situation dorsale, là où on les trouve chez les planaires autosites précédemment décrites. Des détails sont donnés dans la communication de M. J. SCHILT. J'en retiendrai que, dans la région prépharyngienne, de tels transplants orthotopiques, en polarité dorso-ventrale inverse, provoquent toujours une prolifération le long des sutures et forment une planaire autosite dorsale, une autre ventrale, ou tout au

moins une tête ou une queue sur chaque face. Les polarités de ces structures sont toujours celles du transplant. Les fragments pharyngiens font aussi des proliférations sur les bords d'affrontement entre épidermes dorsal et ventral, mais généralement ils ne développent pas d'yeux, en sorte que la polarité antéro-postérieure y est moins bien définie.

Trois problèmes d'un intérêt plus général sont posés par ces résultats. L'un concerne précisément la polarité antéro-postérieure. Comment se fait-il que la polarité des planaires autosites soit toujours celle du greffon, dans la région prépharyngienne ? que le greffon se comporte sous ce rapport comme s'il était isolé de l'hôte ? Quand le greffon prépharyngien est placé en orientation longitudinale inverse, sa section physiologiquement antérieure est affrontée à la section postérieure de l'évidement. Les deux niveaux ont tendance à former une tête et l'on comprend qu'il s'en forme une. Le même raisonnement est valable pour les autres sections. Mais si la polarité longitudinale du greffon correspond à celle de l'hôte, sa section antérieure, qui devrait faire une tête, est affrontée à la section antérieure de l'évidement, où devrait naître une queue. Si donc il naît une tête, on pourrait admettre qu'à ce niveau proche de la tête la tendance à former une tête est supérieure à celle de former une queue. Cette dernière se trouve ainsi inhibée. Elle l'est aussi du reste par la face latérale des greffons transverses, ce qui semble indiquer que cette tendance est faible. La conclusion s'accorde avec la constatation que des régénérats hétéropolaires (formant deux têtes) sont obtenus assez facilement à partir de courts fragments prépharyngiens. Elle s'accorde aussi avec les données de MORGAN (1906) et celles d'OKADA et SUGINO (1906). MORGAN avait greffé, en opposition, deux planaires privées de leur tête, puis amputé l'un des greffons pour n'en laisser qu'un très court fragment. Le petit fragment se comporte alors, s'il est en polarité dorso-ventrale normale, comme s'il était intégré à l'hôte ; il régénère une tête sur sa face d'amputation initialement postérieure. Mais si la polarité dorso-ventrale a été inversée, on voit se former dorsalement et ventralement une tête sur les lignes d'affrontement des parabiontes — exactement comme dans notre cas — et une queue à l'autre bout du petit fragment. Un même blastème postérieur d'un fragment voisin de la tête forme donc une queue, s'il existe normalement ou s'il se forme une tête à l'autre bout du fragment ; il forme une tête si de l'autre côté, une tête est inhibée.

OKADA et SUGINO obtiennent, de même, une inversion de polarité de petits fragments prépharyngiens remis en place avec rotation an-

téro-postérieure, lorsqu'ils sectionnent à travers le greffon. La détermination des blastèmes résulte donc apparemment d'un double gradient longitudinal de capacité régénératrice.

L'origine même de ces excroissances constitue un autre problème. Faut-il admettre avec L.-H. MORGAN qu'une tête — ou d'une façon plus générale un blastème — se forme à un endroit donné parce que les cordons nerveux sont interrompus là, sans pouvoir s'associer à ceux du partenaire? L'explication pouvait paraître pertinente pour cet auteur qui a toujours fait des associations en polarité longitudinale inverse. Elle ne vaut plus dans le cas des greffons transverses en orientation dorso-ventrale normale. Il apparaît clairement ici que les cordons nerveux peuvent être interrompus sans qu'il y ait néoformation des tissus. Le système nerveux n'est pas responsable des excroissances (du moins pas seul responsable), pas plus qu'il ne l'est de la polarité de celles-ci. Il semble plutôt qu'une prolifération se fait là où un épiderme dorsal est affronté à un épiderme ventral. Là, il y a prolifération et formation d'un bord de jonction caractéristique, avec bandelettes adhésives.

Enfin, je retiens que le greffon prépharyngien retourné dessus-dessous développe un pharynx et qu'il apparaît toujours un pharynx devant le pharynx normal, si ce dernier est retourné, et même souvent si son orientation est autrement modifiée.

Dans les deux cas, un pharynx supplémentaire est formé en territoire prépharyngien. C'est là un résultat nouveau pour ce type d'expériences. Mais il correspond avec celui de la régénération morphallactique du pharynx dans les fragments prépharyngiens isolés. D'un autre côté, l'induction du pharynx peut, dans les conditions particulières décrites, se montrer plus forte que l'inhibition de la part du pharynx d'origine, inhibition qui se traduit d'ailleurs surtout par des retards de la régénération du pharynx (ZILLER-SENGEL). A vrai dire, ceci avait déjà été constaté par P. SENDEL et avant lui par SANTOS, qui ont tous deux fait des greffes de cerveau en territoire post-pharyngien. Dans un cas décrit par SANTOS, pharynx induit et pharynx d'origine étaient même placés l'un au-dessus de l'autre.

Dans nos résultats, il y a quelque chose de différent. Le nouveau pharynx est entre l'ancien et la tête, inductrice de région pharyngienne. S'il y a une tête néoformée, on pourrait l'accuser d'être l'inducteur. Mais si c'est un fragment pharyngien qui est retourné et qu'il ne se forme pas de tête, et surtout si la polarité longitudinale de ce fragment est inversée, si la tête virtuelle se trouve vers l'arrière, qu'est-ce donc qui induit le nouveau pharynx? Est-ce la tête de l'hôte lui-même?

Constatons d'abord que tout se passe encore une fois comme si le greffon était isolé, à tout le moins isolé de la région prépharyngienne. Et réciproquement, la région prépharyngienne fait un pharynx nouveau devant le pharynx retourné ou dévié, exactement comme elle le ferait si elle avait été réséquée. Se forme-t-il temporairement une barrière morphologique entre l'hôte et le greffon parce que les structures de divers types (nerveuses et digestives en particulier) ne s'ajustent pas ? Ou bien l'isolement est-il purement physiologique ? De nouvelles recherches donneront la réponse à ces questions, je l'espère.

En résumé,

1. Il existe chez *Dugesia tigrina* des individus qui ont une partie du corps redoublée et qui forment des yeux et des pharynx supplémentaires. L'inhibition d'un organe par un organe semblable n'a donc pas l'occasion de se manifester au cours de la reproduction scissipare normale, quand tous les organes semblables se forment en même temps. Elle ne se manifeste pas non plus dans le cas du pharynx, après résection expérimentale de l'un d'eux. Mais il semble d'après les résultats de ZILLER-SENGEL, que le cas soit particulier à ces Planaires. De toute façon, au cours de la régénération antérieure ou postérieure, les blastèmes reproduisent des structures correspondant à la base, sans faire, en direction transverse, de régulation des excédents. En un certain sens, la base détermine donc les blastèmes point par point.

2. Les formations supplémentaires dorsales pourvues d'yeux sont innervées et elles ont une face ventrale qui leur est propre, même si elle parfois cachée à l'intérieur, dans une caverne. Le système nerveux paraît donc jouer un rôle au moins dans la formation de ces yeux et de ces têtes. Peut-être n'intervient-il qu'en second lieu, attiré par la prolifération cellulaire, et agit-il ensuite sur la différenciation de la structure.

Dans les expériences de greffes en polarité dorso-ventrale inverse, la polarité des blastèmes est imposée par la base, non par les cordons nerveux (dans lesquels la polarité est éventuellement inversée).

BIBLIOGRAPHIE

- LENDER T. (1952). — Le rôle inducteur du cerveau dans la régénération des yeux d'une Planaire d'eau douce. Bull. Biol. fr. B., 36, pp. 140-215.
- PENTZ S. et SEILERN-ASPANG F. (1961). — Die Entstehung des Augenmusters bei *Polycelis nigra* durch Wechselwirkung zwischen dem Augenhemmfeld und der Augeninduktion durch das Gehirn. Arch. Entw. mech. Org. 153, pp. 75-92.

- SENGEL P. (1951). — Sur les conditions de la régénération normale du pharynx chez la Planaire d'eau douce, *Dugesia lugubris* O. Schm.. Bull. Biol. fr. B., 85, pp. 376-391.
- SENGEL P. (1953). — Sur l'induction d'une zone pharyngienne chez la Planaire *Dugesia lugubris* O. Schm.. Arch. Anat. micr. Morphol. exp., 42, pp. 57-66.
- STEPHAN F. (1965). — Régénération des formes doubles de *Dugesia tigrina* (Triclade d'eau douce). In Regeneration in animals and related problems. Ed. V. Kiortsis et H.A.L. Trampusch, pp. 202-206. North. Holland Publ. Comp., Amsterdam.
- STEPHAN F. (1967). — Résultats des excisions de pharynx chez les individus doubles de la Planaire *Dugesia tigrina*. Bull. Soc. Zool. Fr., 92, pp. 303-309.
- STEPHAN F. et J. SCHILT (1966). — Etude histologique d'excroissances induites par cautérisation chez la Planaire *Dugesia tigrina* Girard. C. R. Acad. Sc., Paris 263, pp. 1732-1734.
- STEPHAN F. et J. SCHILT (1967). — Expérience d'autogreffes hétéropolaires chez la Planaire *Dugesia lugubris* O. Schmitt.. C. R. Acad. Sc. Paris, 264, pp. 3016-3019.
- WOLFF E. et LENDER T. (1962). — Les néoblastes et les phénomènes d'induction et d'inhibition dans la régénération des Planaires. Année Biol., 4^e série, 1, pp. 499-529.
- MORGAN L.-H. (1906). — Regeneration of grafted pieces of Planarians. J. exp. Zool., 3, 269-294.