FACULTE DES SCIENCES DE LILLE

DIPLOME D'ETUDES SUPERIEURES (Sciences Naturelles)

Jean-Claude WISSOCQ

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA STOLONISATION

CHEZ AUTOLYTUS PICTUS (ANNELIDE POLYCHETE)

Présenté le 2 mai 1962 devant la commission d'examen

Jury d'examen M. DURCHON , Président

M. DEFRETIN)

M. SCHALLER)

- INTRODUCTION -

La stolonisation est le mode de reproduction que l'on rencontre chez de nombreux Syllidiens et plus particulièrement chez les Autolytus. Celle-ci co consiste en l'isolement à partir de l'animal entier d'un ou de plusieurs individus sexués, appelés stolons, issus d'un certain nombre de segments postérieurs métamorphosés et remplis de produits génitaux. La région antérieure du ver, sans éléments sexcuels, constitue la souche.

Le déterminisme de la stolonisation a tout d'abord été étudié chez les Syllinae, par ABELOOS ET DURCHON (1950).

Des résultats relatifs aux Autolytique ont été apportés par HAUENSCHILD en 1959. Cependant, il s'avérait nécessaire d'entreprendre de nouvelles expériences pour rechercher le déterminisme de la stolonisation chez les Autolytique. Dans ce but, nous avons entrepris l'étude à la fois histologique et expérimentale de la stolonisation d'unSyllidien que l'on trouve en assez grande abondance à Wimereux: Autolytus pictus (Ehlers).

PLAK

- HISTORIQUE
- RECOLTE DU MATERIEL TECHNIQUES HISTOLOGIQUES
- DESCRIPTION DES AUTOLYTUS
- I Etude de la stolonisation naturelle.
 - A Période de reproduction Biométrie Sex ratio
 - Iº) Période de reproduction
 - 2°) Etude des variations de la longueur du corps d'Autolytus pictus au cours d'un cycle annuel et en fonction de la stolonisation.
 - 30) Sex ratio.
 - B Etude des stolons naturels
 - C Dimorphisme sexuel
 - D Etude histologique de la formation de la tête stoloniale.
 - Iº) Prédétormination du territoire céphalique stolonial.
 - 20) Formation de la sête stoloniale.
 - I Elargissement de la bande antérodorsale du 14ème segment.
 - 2 Formation des antennes et des cirres tentaculaires.
 - 3 Apparition des yeux.
 - 4 Individualisation de la tête stoloniale.
 - 5 Séparation entre souche et stolon. Régénération postérieure de la souche.
 - E Evolution des produits génitaux au cours de la formation de la tête stoloniale.
 - F Parthénogénèse rudimentaire
- II Etude expérimentale du déterminisme de la stolonisation chez Autolytus pictus
 - A. Ablation des II ou I2 segments antérieurs.
 - B. Ablations pharyngiennes.
 - I. Ablation totale du pharynx
 - 2. Ablation élective du proventricule.
 - C. Ablation totale du pharynx suivie de la résection c'un certain nombre de segments autérieurs.
 - D. Etude des stolons expérimentaux.
 - I. Stolonisation expérimentale et longueur des individus
 - 2. Sex ratio
 - 3. Développement de la tête stoloniale

- 4 . Lingueur des différentes régions du stolon expérimental .
- E. Stolonisation expérimentale et maturation génitale.
- III Dissociation somatogerminale. Influence des produits génitaux sur le dinorphisme sexuel.

Conclusion relative aux chapitres II et III.

- IV.- L'tudes expérimentale et histologique de l'évolution de la tête stoloniale en fonction de la longueur.
 - A. Etude expérimentale.
 - I .- Stolonisation naturelle.
 - 2.- Stolonisation experimentale.
 - Discussion.
 - Conclusion.
 - B. Etude histologique de la régression de la tête stoloniale
 - I .- Stolonisation naturelle.
 - 2.- Stolonisation expérimentale.
 - Conclusion.
 - C. Evolution des produits génitaux au cours de la régression de la tête stoloniale.
 - D. Etude des stolons formés à partir des tronçons postérieurs isolés.
 - Conclusion générale
 - Bibliographie.

HISTORIQUE

Ce mode de reproduction très particulier que constitue la stolonisation chez les Annélides polychètes, est décrit, pour la première fois en 1788, par MULLER sur Nereis prolifera (Syllis prolifera).

Ce phénomène est ensuite observé chez les Syllinae, et, DE QUATREFAGES, en 1843, montre les différences morphologiques entre souche et stolon. En 1854, cet auteur donne une définition de la stolonisation qu'il assimile à une génération alternante, comme chez de nombreux Coelentérés, où polypes succèdent aux méduses et inversement.

En IS62, AGASSIZ étend cette notion à la famille des Autolytinae, en montrant que les genres décrits sous les nons de Polybostrichus et Sacconereis sont en fait les stolons mâles et femelles des Syllidiens du genre Autolytus.

En I893, MALAQUIN étudic en détail la biologie de la stolonisation et fait une synthèse de toutes les connaissances acquises antéricurement.

Dans les années suivantes, différents auteurs publient des résultats relatifs à la reproduction et à la régénération chez ces Annélides polychètes (FRUVOT 1902 - NICHEL 1909 - POTTS 1913 - ALLEM 1927 - LANGHAUMER 1928).

Il faut attendre la publication d'OKADA: "Regeneration and fragmentation in the Syllidian Polychaetes", parue en 1929, pour trouver un travail de synthèse à la fois descriptif, histologique et expérimental concernant cet important problème de la régénération chez ces animaux.

Décrivant une série d'opérations pratiquées sur les Syllinne et Autolytinae, ONADA constate que, chez Autolytus pictus, si les segments antérieurs sont isolés, " en coupant devant le I2ème ou I3ème segment sétigère, une double régénération de tête est souvent produite, avec apparition d'une deuxième tête sur le I4ème segment ".

Cet auteur note également : " Je sais, d'après mon expérience sur la régénération des organismes où il y a 2 régions différentes de régénération l'une derrière l'autre, que l'affaiblissement du pouvoir dominant de la Ière région peut faire renaître un caractère ou des caractères morphologiques différents, qui étaient subordonnés dans la 2ème région ".

En 1934, OKADA montre que la formation de la tête, au 14ème segment, est prédéterminée, même avant tout indice de stolonisation. La suppression de la moitié antérieure de ce segment détermine se développement d'une deni-tête.

Dans une publication plus récente (1939), il constate que le caractère of ou o de la tête des stolons d'Autolytus est sous la dépendance d'un effet humoral, provoqué par la présence des produits génitaux.

Mais, cette action endocrine n'amène pas la métamorphose de la tête de la souche, et il suppose : "que quelque chose de puissant existe dans la partie antérieure du corps pour la rendre nulle".

Ainsi, OKADA, dès cette date, avait implicitement démontré l'existence d'un centre inhibiteur de la stolonisation chez les Syllidiens.

C'est en 1948 que, grâce aux expériences de DURCHON, est démontré l'existence de mécanismes de nature hormonale agissant sur l'épitoquie des Annélides polychètes.

Après avoir mis en évidence le rôle joué par le cerveau dans l'inhibition de l'épigamie, il devenait intéressant de savoir si des phénomènes humoraux du même genre intervenaient dans le déclenchement de la stolonisation des Syllidiens.

En 1950, ABELOOS, sur Syllis prolifera Krohn, puis DURCHON, sur Syllis amica Quatrefages, prouvent que la formation des stolons est régie par le fonctionnement d'un centre endocrine, situé dans la région antérieure de l'animal.

En effet, ABELOOS obtient une transformation sexuelle après résection de la région antérieure.

DURCHON, grâce à des opérations plus précises, montre que le proventricule pourrait constituer le siège du facteur inhibiteur. Les expériences sont ensuite étendues à d'autres espèces de Syllinae: Syllis vittata Grube, Syllis prolifera Krohn et Trypanosyllis zebra Grube, et confirment le rôle joué par le proventricule dans l'inhibition de la sexualisation et de la stolonisation.

Cependant, ces résultats ne concernaient que les Syllinae. Il fallait étendre ces opérations à l'autre sous-famille de Syllidiens : les Autoly-tinae.

C'est ce que fit HAUENSCHILD, en 1959, en expérimentant sur Autolytus prolifer Müller. Cet auteur constate que seule, la résection totale des régions de la trompe et du proventricule provoque l'apparition de la stolonisation dans 61 % des cas. Il émet l'hypothèse que des cellules ganglionnaires fuchsinophiles seraient responsables de l'inhibition.

RECOLTE DU MATERIEL TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

Les ramifications des crampons de Laminaires abritent une faune nombreuse et variée. Les Autolytus pictus font partie de cet ensemble faunistique, mais leur présence semble liée au calme du milieu. En effet, la plupart de nos récoltes ont été effectuées dans deux vastes mares, isolées complètement aux marées de vives eaux et protégées par une barre rocheuse, située du côté du large. (Fort de Croy à Wimereux).

Pour obtenir les Autolytimae, il suffit de déposer les crampons dans des cuvettes remplies d'eau de mer et d'attendre la sortie progressive de la faune.

Les Autolytus sont alors enlevés et isolés en boite de Pétri:

A condition de remplacer l'eau de mer deux fois par semaine environ, ceux-ci
peuvent vivre à jeun pendant plusieurs mois.

Four les études histologiques, nous avons fixé les animaux au Bouin Hollande. La plupart des coupes (5 \mu. d'épaisser) ont été colorées au Cléveland Wolfe. L'Hémalun-œ osine a également été utilisé. Ces colorations ont l'avantage de donner de bons résultats au point de vue topographique. Les divers tissus sont facilement repérables, et, bien qu'il existe de meilleures colorations nucléaires, la chromatine est suffisamment décelable pour que l'on puisse bien observer les noyaux et repérer leurs divisions.

Stolonisation seissipare

et paratomique

Procerastea halleziana

Position fixe:

Autolytus orientalss Autolytus maculatus

Autolytus purplei-

punctatus

Autolytus variens

Myrianida

position variable

Autolytus edwarsi

Autolytus longeferiens peut présenter de l'épitoquie.

Stolonisation gemmipare

Position fixe

Autolytus pictus

Virchowia clavata

Position variable 26e ou 30e s.

Autolytus inermis

- DESCRIPTION DES AUTOLYTUS -

I - Description de l'animal asexué.

Autolytus pictus possède un nombre moyen d'environ 70 segments.

Sa face dorsale est recouverte de pigment jaunâtre, et deux lignes brun noir, dorsolatérales parcourent son corps, depuis le prostomium jusqu'au pygidium.

Des bandes transversales blanches sont situées très régulièrement entre des segments bien définis et alternent tous les 2, 3 ou 4 métamères. Elles corres pondent en fait aux megasepts, cloisons mésodermiques plus importantes que les autres, appelées septa.

En comparant la disposition de ces megasepta avec la formule de fragmentation établie par E.J. ALLEN, OKADA s'est aperçu que la division par autotomie, se réalisait le plus souvent au niveau de ces lames mésodermiques. L'une d'entre elles, située entre les I3ème et I4ème segments, se révèle plus importante que les autres. C'est en effet à son niveau, que s'effectue la séparation entre la souche et le stolon.

Le prostomium, arrondi, présente 4 gros yeux disposés en trapèze. Il supper porte 3 longues antennes et, ventralement, 2 palpes.

Le peristomium possède 2 paires de cirres tentaculaires, dont les dorsaux sont 2 à 3 fois plus longs que les ventraux.

Les cirres dorsaux du premier segment sont de même longueur que les antennes. Ceux du 2ème métamère sont plus courts que les précédents, mais plus développés que les suivants, tous de même longueur (fig. I.2.).

2 - Description des stolons.-

Autolytus pictus présente un type de stolonisation appelé paratomique : la tête du stolon est formée avant le détachement de celui-ci :

Chez ce Syllidien, la position de la future tête du stolon est toujours à fixée l'étroite zone antérodorsale du I4ème segment, au niveau d'une de ces bandes blanches, régulièrement disposées le long du corps.

Chez d'autres Autolytinae, le bourgeon céphalique peut apparaître en des endroits variables. Le tableau nº I permet de comparer le mode de stolonisation d'Autolytus pictus à celui d'autres espèces d'Autolytinae Autolytus edwarsi Saint-Joseph peut présenter de la stolonisation gemmipare et scissipare. Autolytus longeferiens Saint-Joseph se reproduit normalement par schizogamie, au niveau du I4ème segment, mais il peut aussi devenir épitoque.

Par leur morphologie, les stolons d'Autolytus pictus sont très différents de la souche et d'autre part un dimorphisme sexuel permet de reconnaitre facilement les stolons mâles ou Polybostrichus des stolons femelles ou Sacconreis.

Stolon mâle : Polybostrichus (ph.1)

Ce qui caractérise essentiellement la tôte stoloniale est la forme bifurquée des deux antennes latérales, très développées.

Derrière celle-ci, se trouvent deux petits tentacules. L'antenne médiane est très allongée et enroulée. Les yeux sont beaucoup plus développés que ceux de la tête de la souche. Les deux cirres tentaculaires dorsaux sont très longs et spiralés, et les ventraux sont courts. Ils sont situés juste en avant des parapode du I4ème métamère.

Les segments antérieurs du stolon, qui contiennent les produits génitaux, ne sont pas modifiés et sont généralement au nombre de 6 (N.B.). Tous les autres segments du stolon, à partir du 20ème, sont dépourvus d'éléments sexuels, mais un grand nombre d'entre eux s'élargit et différencie des soies pélagiques. Les métanères postérieurs ne sont pas transformés.

Stolon femelle: Sacconereis. (ph.2) :

La tête porte également 3 antennes, mais les latérales sont simples; les deux petits tentacules qui se trouvent à la base des antennes latérales du Polybostrichus sont absents. Les yeux sont de grande taille.

Les cirres tentaculaires, situés de chaque côté de la région céphalique sont au nombre de 3 paires : une dorsale, de même longueur que les antennes, une latérale plus courte, et une ventrale plus petite.

La tête du stolon femelle est donc très différente de celle de la souche. On peut noter, comme seuls critères distinctifs :

- I°) La grosseur des yeux, mais il est parfois difficile de se baser sur ce caractère surtout lorsque la tête n'est pas endore bien formée.
- 2°) La présence de 3 paires de cirres tentaculaires, par contre, est caractéristique. Il n'existe en effet que 2 paires de cirres tentaculaires sur le péristomium de la souche.

Cette distinction est très importante à faire quand il s'agit de définir le type de tête de certains stolons expérimentaux.

M.B. - Ce nombre est variable avec les espèces. Il peut être de 3 (Autolytus edwarsi Saint-Joseph - Myrianida pinnigera Montagu) ou de 14 (Autolytus longeferiens).

Les segments sétigerès non transformés sont, comme pour les stolons mâles, au nombre de 6. On compte environ I5 métamères métamorphosés. Les segment postérieurs sont normaux. Ces chiffres sont cependant susceptibles de varier, comme nous le verrons ultérieurement.

Chez les stolons femelles, les produits génitaux remplissent la presque totalité de la cavité générale sur toute la longueur du corps.

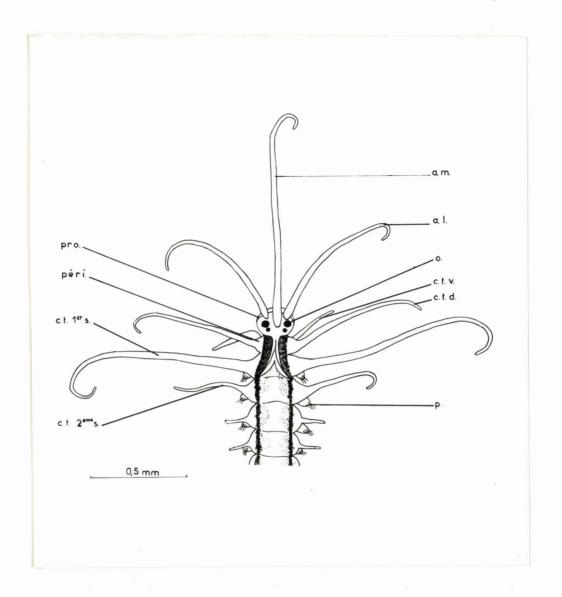


Fig. 1 - Tête d'Autolytus pictus (face dorsale)
a.m.: antenne médiane - a.l.: antenne latérale - pro.: prostomium - péri : péristomium - o : oeil - c.t.v.: cirre tentaculaire ventral - c.t.d.: cirre tentaculaire dorsal - c.t. ler s.: cirre tentaculaire du ler segment sétigère - p.: parapode.



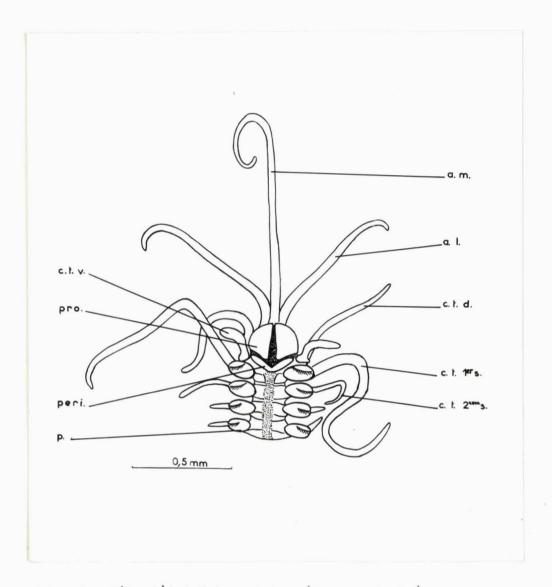
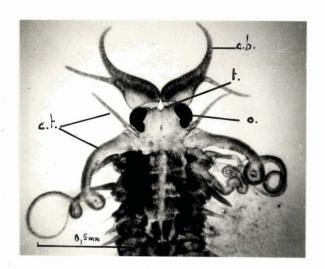
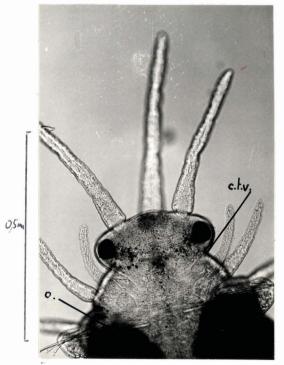


Fig. 2 - Tête d'Autolytus pictus (face ventrale)
a m.: antenne médiane - a.l.: antenne latérale - c.t.d. et
c.t.v.: cirres tentaculaires dorsal et ventral - c.t. ler s.
et m.t. 2ème s.: cirres tentaculaires des ler et 2ème segments sétigères - pro: prostomium - péri : péristomium





ph. 1 - Tête de stolon mâle. A.b.: Antennes latérakes bifides. C.t.: cirres tentaculaires. t.: Petits tentacules situés à la base des antennes latérales bifides. O: Oeil.



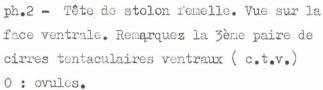




Tableau I

!!!!	Moyenne des !	Moyenne des!	Moyenne des ! se z ués o ? !	Moyenne des : sexués o
! Septembre ! 1960 !	60,36 + 8,24			200 May 300 May 300 May 200 May 200 May 200 May 300 Ma
! Octobre	63,54 ± 8,60	and the see for the see and the god set for the box box.	your date have post good made good water about part from the	and any part and \$13 and but and part and any are sent and any
: Novembre	66,36 ± 6,16	awd to 7 bids and bids and bids that that they awd divid		
! Décembre	69,54 ± 6,78	Been about (VOB Sp. 1 man Steff Louid) on a red Speel Steff Seet seen www.	gast cast and past and god post son that and god one com-	
! Janvier	70 + 4,76	ance augit print print gare from come and man Justi gare \$4-2 from	and put was ten and are and and and and and and and	
Février	68,5 ± 5,88	64,1 + 5,02	70,88 + 4,35	72,03 ± 5,38
! Mars	68,93 + 6,42	62,5 ± 7,47	70,04 + 3,6	71,59 ± 4,94
! Avril	68,98 ± 6,05	63,7 ± 6,82	1 69,9 ± 4,35	73,1
! Mai	69 ± 4,46	57,6 + 7,88	68,27 ± 6,08	71,95 ± 4,47
! Juin	58,80 ± 5,98	57,4 ± 4,78	! 59,5 ± 3,6	67,1 + 2,2
! Juillet	. 59,43 ± 6,1	! 55,2 ± 8,62	! 60,64 ± 2	67,1 + 1,58
! Août	! 56,76 ± 9,3	. 54 ± 9,48	! 53,7 [±] 5,15	65,8 ± 3,77
! Septembre 1961	56,95 ± 7,58	58,40 ⁺ 7,55	57 ± 4,79	66,83 ± 4,08



I - ETUDE DE LA STOLONISATION NATURELLE -

Nous envisageons successivement l'étude de la période de reproduction, des variations de taille des Autolytus dans le cycle annuel, de la sex ratio, de la longueur des différentes parties du stolon, enfin du dimorphisme sexuel. Ensuite, wous entreprendrons l'étude histologique de la formation de la tête stoloniale et terminerons en signalant l'existence d'une parthénogénèse rudimentaire chez ces animaux.

A - PERIODE DE REFRODUCTION - BIOLETRIE - SEX RATIO -

Io) Période de reproduction -

La période de stolonisation d'Autolytus pictus dure environ 6 mois; elle commence à la fin du mois de février et se termine en septembre. Il est probable que dans ce laps de temps, un même individu puisse stoloniser plusieurs fois. En effet, la souche régénère rapidement des segments postérieurs, après le détachement du stolon. D'autre part, nous avons pu observer, en élevage, deux stolonisations successives chez des vers isolés pendant les mois d'avril-mai.

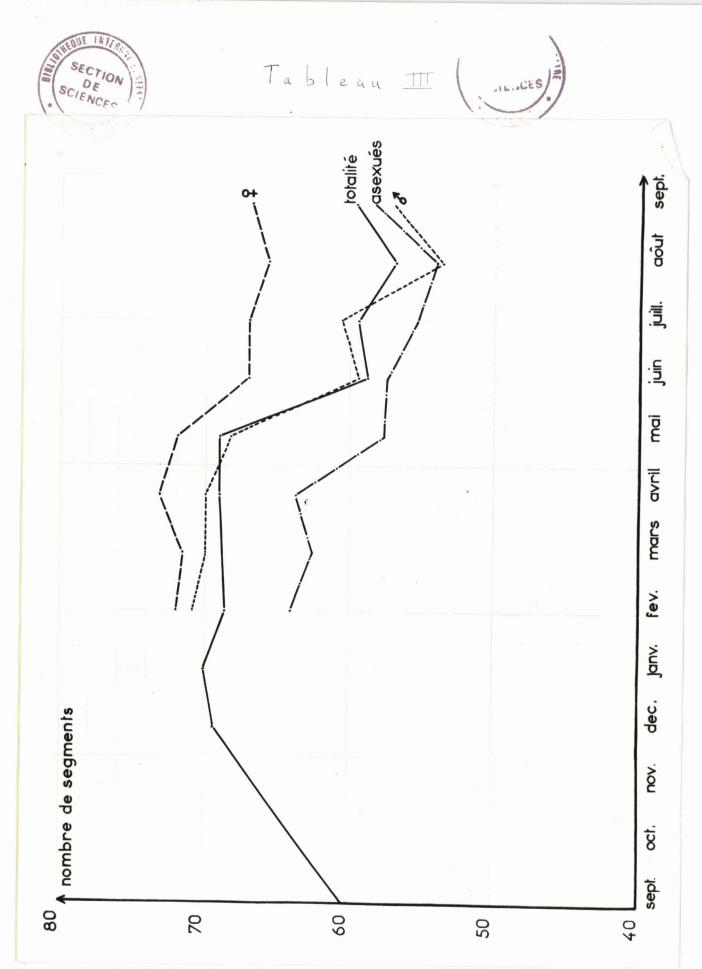
En automne et en hiver, ces animaux ne présentent plus aucun signe de schizogamie. Mais ceci n'exclut nullement l'absence de sexualisation. OKADA avait déjà observé, à Plymouth, la présence de produits génitaux chez des femelles recueillies en hiver. Nous avons fait la même constatation sur des individus récoltés à Wimereux: certains d'entre eux contiennent un très grand nombre d'ovocytes pendant la période hivernale. Rien n'exclut également la possibilité d'une maturati génitale mâle en hiver; mais celle-ci ne peut être décelée par un simple examen externe en raison des petites dimensions des spermatocytes.

2°) Etude des variations de la longueur du corps d'Autolytus pictus au cours d'un cycle annuel et en fonction de la stolonisation.

Cette étude a été effectuée pendant une période d'un an (septembre 1960 à septembre 1961); chaque mois, un minimum de 20 individus ont été examinés immédiatement après leur récolte. Pour chaque Autolytus, la longueur a été évaluée en nombre de segments et l'état génital a été noté. Pour tous les relevés mensuels, la moyenne des nombres obtenus a été calculée ainsi que l'écart-type.

Les résultats ont été groupés dans le tableau n°II où sont indiquées les moyennes mensuelles relatives :

- à la longueur de tous les individus, asexués et sexués
- à la taille des animaux asexués
- au nombre de segments des sexués femelles et des sexués mâles.



D'autre part; des courbes ont été dressées (tah. III) en portant les longueurs en ordonnée etle temps en abscisse.

Si l'on envisage la longueur de tous les Autolytus, on constate une variation, qui est fonction de la période de reproduction : en septembre, au moment de la fin de la stolonisation, le nombre moyen de segments est de 66.

Pendant l'hiver, c'est-à-dire pendant la phase du repos sexuel, on assiste à une croissance somatique importante, qui atteint son maximum en décembre et janvier (70 segments en moyenne). A partir de février, début de l'époque de reproduction, la longueur moyenne diminue progressivement pour devenir minima en été (56 en août) A la fin de l'été, la stelonisation ralentit et corrélativement le nombre de segments des individus subit un début d'augmentation.

- En ce qui concerne les Autolytus asexués, on constate que, pendant les premiers mois de la période de reproduction, le nombre de métamères s'élève à plus de 60. A partir de mai, la longueur diminue progressivement pour atteindre le minimum de 54 segments, en août. Dés le mois suivant, la stolonisation prend fin, et la taille des animaux asexués augmente.
- Pour les individus sexués femelles, seuls ont été pris en considération ceux qui étaient en phase de reproduction active, avec différenciation d'un stolon, et non ceux qui possédaient des ovocytes dans le coelome, sans présenter de signes de stolonisation (d'octobre à janvier inclus).

Au cours de la période de reproduction, on assiste à une diminution graduelle du nombre de segments, qui n'est plus que de 65 au mois d'août.

- Chez les sexués mâles, on enregistre des variations semblables : alors que la longueur moyenne est de 72 segments en début de phase sexuelle, elle n'est plus que de 53 en août.

Un examen des résultats relatifs à ces 3 catégories d'individus (asexués, sexués mâle et fenelle), nous montre que les fluctuations observées sont comparables l'abaissement du nombre de segments se manifeste toujours au moment de la phase de stolonisation. Pendant cette période en effet, après le détachement d'un stolon, les vers régénèrent un certain nombre de métamères postérieurs et devienment susceptibles de différencier un 2ème stolon. Mais il semble que la stolonisation ne puisse pas survenir à n'importe quel moment de la croissance somatique. En effet, les individus sexués ont presque toujours plus de 60 segments; d'autre part, les femelles ont constamment une taille supérieure à celle des mâles (73-65 segments et 70-53).



SCIENCES

9	TI,08 ± 4,37 gueurs des sexués on	**************************************	6±0 Segments antérieurs 6±0	I6,2 ± 1,35 Segments médians 29,20 +_ 2,28	36,17 ± 1,41 Segments postérieurs 21,95 ± 4,72	0,57 Sm/Ss 0,50
50	***		Segments antérieurs 6 ± 0	Segments médians	Segments postérieurs 36,17 ±	Sm. Ss. 0,27

Ces constatations laissent donc prévoir que la stolonisation et la nature du sexe sont fonction de la longueur des individus. Nous aurons l'occasion de revenir sur cette question au cours de l'étude de la stolonisation expérimentale.

3°) La sex ratio .

Le nombre des Polybostrichus s'est élevé à II4 et celui des Sassonereis, à I46.

Les femelles sont donc un peu plus nombreuses que les mâles.

Le rapport entre la quantité de mâles et celle du sexe opposé est donc inférieur à I. Sa valeur exacte est de 0,72.

Nous établirons, plus tard, une comparaison avec la sex. ratio obtenue chez des Autolytus en stolonisation expérimentale.

B - ETUDE DES STOLONS NATURALS.-

Rappelons tout d'abord que la moyenne du nombre de segments s'élève à 71 chez les femelles et à 68 chez les mâles.

Fous avons calculé, pour chaque sexe, le nombre de métamères non transformés, antérieurs et postérieurs et de segments médians métamorphosés.

Nous avons ensuite établi le rapport entre la longueur médiane et la longueur totale du stolon. Nous l'écrirons sous la forme : Sm/Ss.

Les résultats ont été rassemblés dans le tableau n°IV

Tous les animaux observés, quelque soit le sexe, possèdent un nombre constant de 6 métamères antérieurs non modifiés.

Toutefois, la zone métamorphosée est de longueur variable; elle est beaucoup moins importante chez les femelles que ches les mâles. En moyenne, on compte 16 segments à soies pélagiques chez les Sacconereis, et 29 chez les Polybostrichus. Chez ceux-ci, la variance est plus importante : 2,28, au lieu de I,35 chez les Temelles.

Corrélativement, la région postérieure des stolons mâles est plus courte que celle des individus du sexe opposé.

Le rapport Sm/Ss montre que la partie transformée du Sacconereis représente 3/10ème environ de sa longueur, alors qu'elle s'étend sur près de la moitié du Polybostrichus. Les transformations somatiques sont donc plus profondes chez les mâles que chez les femelles; ce phénomène se retrouve dans l'étude des caractères sexuels secondaires.

C - DIMORPHISME SEXUEL

Comme nous l'avons précédemment indiqué, un dimorphisme sexuel accentué affecte la tête des stolons; un simple examen morphologique permet de différencier le sexe.

Mais, dés le début du dévoloppement du bourgeon céphalique, nous avons pu obsdrver des différences morphologiques en rapport avec le sexe.

L'élargissement et l'épaississement de la bande antérodorsale du I4ème segment sont toujours les signes précurseurs du développement de la tête stolonia-le. Dés l'apparition des ébauches d'appendices céphaliques, il est possible de discerner le dimorphisme sexuel : chez les mâles, les bourgeons de cirres tenta-culaires se développent le plus souvent alors qu'aucun rudiment d'antenne n'est décelable. Chez les femelles, au contraire, la formation des cirres est concomitente de celle des antennes (fig. 3.4.5.). (ph3).

Par la suite, on assiste à l'apparition des yeux, qui survient, dans les 2 sexes, 3 ou 4 jours après le début du développement des appondices céphaliques; la paire antérieure apparait la première sous forme de 2 ponctuations rougeâtres à la base des antennes laterales (fig.6). Elle sera, en fin de développement céphalique, plus développée que la paire postérieure. (ph.4).

Les caractères sexuels wont ensuite se préciser.

Chez le stolon Polybostrichus, les antennes latérales différencient assez tôt un épaississement sur leur face interne : c'est l'ébauche de la 2ème branche antennaire qui va se recourber vers l'intérieur, au cours de sa croissance plus lente que celle de la branche externe. Finalement, plusieurs rangées de cils apparaissent sur le bord interne de la petite ramification. Les antennes latérales bifides typiques des Polybostrichus sont alors constituées; un petit appendice se formera à leur base vers la fin du développement céphalique. L'antenne médiane et les cirres dorsaux s'enroulent en spirale au cours de leur allongement rapide. Chez le stolon Sacconereis, les 3 antennes restent simples et ne présentent pas de différenciation ciliaire. La première paire de cirres tentaculaires dorsaux est plus courte que celle du mâle. Les deux autres paires (2ème dorsale, la ventrale) plus petite, apparaissent plus tardivement. La paire ventrale, comme nous l'avons signalé lors de la description des stolons est spéciale aux Sacconoreis.

Il est donc possible, chez Autolytus pictus, de différencier très précocement le sexe, par un simple examen morphologique : les têtes de stolons mâles se distinguent de celles des stolons femelles par une allométrie majorante dans la croissance des cirres tentaculaires.

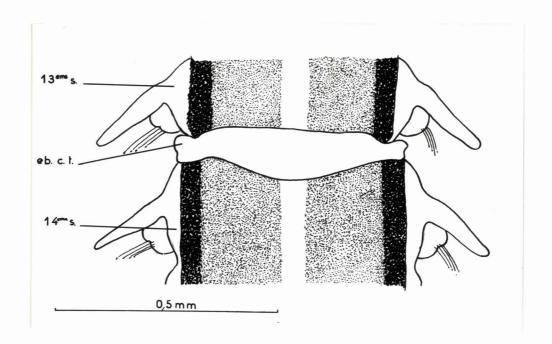


Fig. 3 - Début de la formation de la tête stoloniale : élar-gissement de la bande blanche antérodorsale du 14ème segment De chaque côté, on remarque les ébauches des cirres tentaculaires (céb.c.t.). Il s'agit vraisemblabilement d'une tête de type mâle.

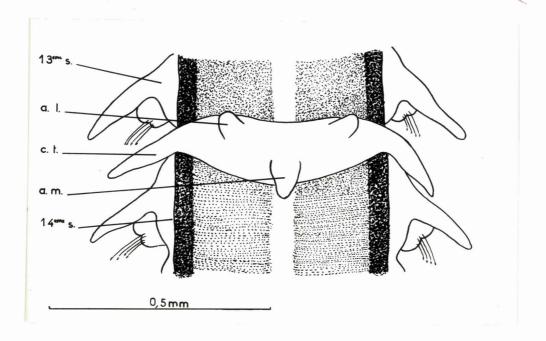


Fig. 4 - Apparition des 3 antennes : 1 médiane, 2 latérales. Tête de type mâle : les cirres tentaculaires (c.t.) sont déjà très développés.

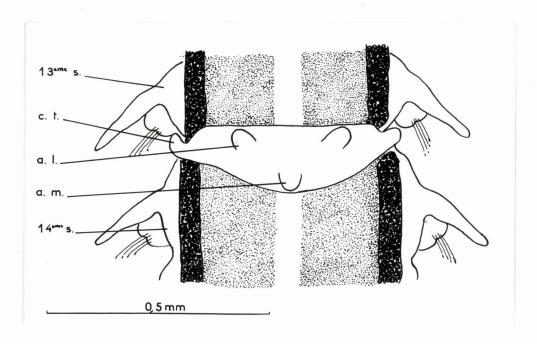


Fig. 5 - Tête de type femelle. Les cirres tentaculaires sont beaucoup plus petits que ceux du bourgeon céphalique de type mâle pour un même stade de développement (fig. précédente)

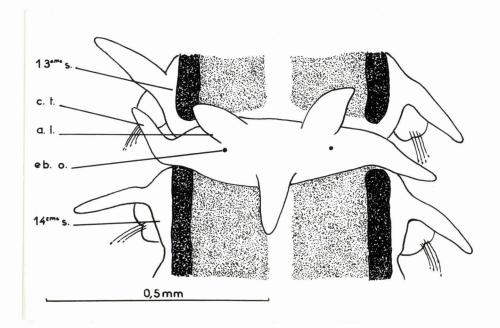
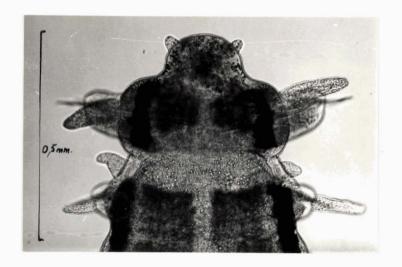


Fig. 6 - Apparition de la première paire d'yeux à la base des antennes latérales. éb. o. : ébauche oculaire.



Ph.3 - Tête stoloniale de type mâle en formation. Les cirres tentaculaires sont apparus avant les antennes de chaque coté de la bande antérodorsale du I4ème métamère. Le I3ème segment régénère une tête sur laquelle on distingue les ébauches des 2 antennes latérales.



Ph.4 - Tête stoloniale en formation. Les 2 paires d'yeux ont fait leur apparition.



Conclusion.

Les Autohytus pictus présentent une période de reproduction relativement longue puisqu'elle s'étend de la fin du mois de février au début du mois de septembre. Toutefois la sexualisation pout commencer chez les fomelles en dehors de la stolonisation.

Les femelles sont en moyenne plus longues que les râles. Les individus asexués sont souvent plus courts. Cette constatation nous incite à supposer qu'une longueur suffisante doit être atteinte pour que la stolonisation puisse se déclencher.

Il est vraisemblable que les Autolytus stolonisent plusieurs fois, car la souche régénère de nombreux segments assez rapidement.

L'établissement de la sex ratio a montré que le nombre de Sacconcreis était légèrement sujérieur à celui des Polybostrichus.

Les stolons mâles présentent des transformations somatiques plus marquées que ceux de l'autre sexe : leur région métamorphosée est en effet beaucoup plus longue que celle des stolons femelles.

En outre, les Polybostrichus diffèrent des Sacconereis, dés le début du développement, car ils présentent une allométrie majorante dans la croissance de leurs cirres tentaculaires. Les antennes latérales se dichotomisent : très rapidement. A la fin du développement, deux petits appendices se différenchent à la base des antennes latérales.

Chez les Sacconereis, celles-ci restent simples. Une troisième paire de cirres tentaculaires apparait, peu avant le détachement du stolon.

D - ETUDE HISTOLOGIQUE DE LA FORMATION DE LA TETE STOLONIALE

I°) Prédétermination du territoire céphalique stolonial.

OKADA dans sa publication: "Formation de la tête dans la stolonisation des Polychètes Syllidiens, "parue en T934, constate que le territoire de la future tête stoloniale est prédéterminé. En suppriment la région antérieure et la moitié de la bande antérodorsale du I4ème segment par une section oblique, OKADA provoque l'apparition d'une demi-tête de stolon. D'autre part, le bourgeon céphalique ne se développe pas s'il enlève l'ectoderme dorsal des I3ème et I4ème segments d'Auto-lytus en stolonisation induite par la section des I2 métamères antérieurs. Il écrit en outre: "Quand on examine la structure interne sur les coupes, l'ébauche de la tête peut se distinguer histologiquement dans la région antérodorsale du I4ème segment sétigère, et même déjà chez l'individu ne manifestant aucune

particularité de la stolonisation. Dans conconditions, le niveau où se produit la tête du stolon ne fait plus question, l'ébauche de la tête est déjà caractérisée même histologiquement."

Mous avons aussi constaté cette prédétermination précoce de la future zone céphalique du stolon.

En effet, certains individus apparaissent asexués et ne présentent pas de bande antérodorsale élargie au I4ème mét l'ère montrent, à l'emanen histologique, un petit bourgeon épidermique dorsal, situé au quart antérieur du I4ème segment. De plus, chez ces animaux, un début d'hypertrophie des néphridies, signe précurseur de la formation des produits génituux, peut être mis en évidence. Il faut cependant remarquer que ces Autolytus possédaient un nombre de segments supérieur à 50. Or, nous n'avons pas observé la noindre ébauche de bourgeon céphalique sur le I4ème nétamère de souches ayant régénéré 20 à 30 segments ou de très jeunes individus.

Il semble donc que la région céphalique soit seule ent prête à se développer chez des animaux ayant átteint une longueur suffisante (50 segments). Seul, le facteur endocrine antérieur empêche son développement. Mais, dés la disparition de ce facteur inhibiteur, le bourgeon de tête se développe aussitôt. Ceci explique la grande rapidité de réaction (4 jours en moyenne) de la ligne antérodorsale du I4ème metamère après section des I2 segments antérieurs.

Toutofois, il faut remarquer que la position du territoire céphalique ne peut varier en aucune façon; il est vraisemblable que ce lieu de formation réponde à un détorminisme d'origine génétique.

2°) Formation de la tête stoloniale

Signalons dés à présent que le développement céphalique du stolon est tout à fait semblable chez les Folybostrichus et Sacconcreis.

Nous avons envisagé plusiours degrés d'évolution de la tête stoloniale :

- I. Elargissement de la bande antérodorsale du I4ème segment.
- 2. Formation des antonnes et des cirres tentaculaires.
- 3. Apparition des yeux.
- 4. Individualisation de la tête stoloniale.
- 5. Séparation entre souche et stolon. Régénération postérieure de la souche.

I.- Elargissement de la bande antérodorsale du I4ème segment.

Ce critère morphologique se traduit sur les coupes histologiques longitudinales, par la présence d'un petit bourrelet épidermique légerement séparé des
fibres musculaires, qui forment une sorte de gaine autour du corps de l'anical. Il
en résulte la formation d'une petite cavité située entre l'épiderme et le tissu
musculaire. Il convient de signaler que ces fibres nusculaires comprennent deux
couches : une externe circulaire et une interne longitudinale. La première,
circulaire, pénètre à l'intérieur de la petite cavité du bourgeon et reste appliquée
contre les cellules épidermiques internes.

Au niveau de l'obauche céphalique, l'épiderme est un peu plus épaissi, et les cellules apparaissent différentes des autres : leur cytoplasme est plus foncé, plus granuleur et leur noyau est souvent en division : ces cellules ont subi une activation et sont en phase de multiplication active. (ph.5)

Dans la région nédiane du bourgeon, on pout observer une zone plus claire, sans noyaux, qui se situe parmi les couches les plus internes de l'épiderme et immédiatement en avant de la petite cavité, du côté du I3ème segment. A l'aide de l'objectif à immersion, on distingue un enchevêtrement de fibres analogues à celles de la chaîne nerveuse : il s'agit de l'ébauche du tissu nerveux. L'ectoderme se transforme donc localement en neuroderme.

De chaque côté, au niveau des 2 bandes latérodorsales brun foncé qui percourent le corps des Autolytus pictus, l'épaississement épidermique et la petite
cavité tendent à se réduire. En outre, aucune trace de tissu nerveux n'est décelable. Celui-ci apparait donc d'abord dans la région médio-dorsale du bourgeon céphalique. Latéralement, au niveau des parapodes, une légère activation des cellules
peut être observée, mais celle-ci disparait sur la face ventrale de l'animal.

Il semble donc que les premiers symptômes de développement stolonial intéressent d'abord les régions dorsale et latérale des Autolytus. D'autre part, seul l'épiderme réagit au début, puisque les tissus endodormique, et mésodermique ne sont nullement activés à ce stade.

Le dissépiment situé entre les 13ème et 14ème segments parait normal et semblable aux autres.

2+ Formation des antennes et des cirres tentaculaires .

Les ébauches des antennes apparaissent à la surface du bourgeon céphalique sous la forme de 3 petites protubérances, dont les 2 latérales sont dirigées vers la région antérieure de l'animal, et la médiane vers le pygidium. Elles sont

essentiellement formées de tissu ectodermique. Les cirres tentaculaires ont également la même origine que les antennes.

Dans la région médiane du bourgeon; le tissu nerveux s'est bien développé, et il se situe devant la cavité. Celle-ci s'est agrandie et se trouve placée sous l'antenne médiane. A l'intérieur de la cavité, on distingue des fibres musculaires circulaires et quelques noyaux appartenant à des cellules mésodermiques. (pl. I)

Quant à l'épiderme, il s'est épaissi par suite de la multiplication intense de ses cellules. On observe en effet de nombreuses mitoses, le plus souvent à la périphérie du bourgeon, de qui laisse supposer que la croissance s'effectue de la surface vers l'intérieur.

Entre l'antenne médiane et les antennes latérales, le tissu nerveux est toujours présent, mais il entoure complètement la cavité. Celle-ci est un peu plus étroite, mais au niveau des antennes latérales, elle remonte verticalement vers la surface. Duns cette région, le tissu nerveux subsiste seulement sous la forme d'une étroite zone autour de la cavité.

Plus latéralement, le bourgeon est à peine soulevé au dessus des fibres musculaires et le tissu nerveux est absent.

Au moment de la formation des antennes, on assiste donc à une différenciation plus importante de tissu nerveux. Celui-ci, d'abord apparu dans la zone médiane du bourgeon, s'étend de chaque côté, jusqu'au niveau des antennes latérales.

La cavité, observée sous le bourgeon, est plus importante au niveau des antennes latérale et médiane.

L'épiderme continue à s'épaissir par suite de la multiplication intense de ses cellules, mais, latéralement et sur la face ventrale, les cellules ectodermiques subissent à leur tour une activation qui s'étend progressivement vers la chaine nerveuse. De plus, les cellules épidermiques du I3ème métamère, les plus proches du I4ème, subissent elles aussi une activation. Il en résulte la présence d'une sorte de double anneau d'épiderme activé de part et d'autre du megaseptum séparant les I3ème etI4ème métamères. Naturellement, l'anneau épidermique du I4ème segment est plus important que celui du I3ème. Les autres tissus, endodermique et mésodermique, semblent normaux.

3.- Apparition des yeux.

Comme nous l'avions déjà signalé dars l'étude de la stolonisation naturelle, c'est la paire d'yeux antérieurs qui se forme la première. On pout distinguer 2 taches arrondies situées à la périphérie du bourgeon céphalique et à proximité des antennes latérales. Autour de ces taches oculaires, convergent un grand

nombre de cellules qui participeront ultérieurement à la constitution des yeux. Coux-ci se forment donc dans les couches externes de l'épiderme. Les deux autres yeux apparaissent, comme les premiers, sous la forme de fleux petites ponctuations, situées en arrière des antennes latérales.

Le tissu nerveux se développe principalement au miveau de la région médiane du bourgeon cáphalique et des nerfs antennaires apparaissent.

Les cellules épidermiques continuent à se multiplier activement et de nombreuses mitoses peuvent être observées à la péripherie du beurgeon.

La cavité ne semble plus augmenter de volume. Mais, au niveau des antennes latérales, elle s'est allongée vers la surface et se trouve légèrement en dehors de l'antenne, vers le milieu du bourgeon.

L'épiderme ventral est, à ce moment, très nettement activé, mais la chaine nerveuse ne semble pas présenter de modifications.

Quant à l'intestin et aux fibres musculaires, ceux-ci ne subissent aucun changement.

4.- Individualisation de la tête stoloniale.

Au niveau de l'antenne médiane, la cavité encore très large, se situe immédiatement en dessous et dans son axe; des cellules d'origine mésodermiques s'y trouvent groupées et quelques fibres musculaires en tapissent les parois. Devant elle, se trouve le tissu nerveux, qui s'est considérablement développé, et forme un véritable ganglion cérébroïde. Comme pour la chaine nerveuse, on observe un feutrage central de fibres roses entourées par de nombreux noyaux brunâtres sur les coupes colorées au Cléveland-Molfe. Les cellules nerveuses envoient donc leurs axones vers le centre du ganglion, mais restent à la périphérie de celui-ei. Seule, la face ventrale du ganglion n'est pas recouverte de cellules nerveuses. Cependant, la distinction entre les cellules ectodermiques périphériques et les cellules norveuses est difficile à établir. A ce stade, on distingue nettement la relation entre le cerveau et le nerf de l'antenne médiane. (pl.II)

Le cerveau de la tête stoloniale, essentiellement développé dans la région médiane, réduit latéralement, (ph.6) est relié à la chaîne nerveuse ventrale par 2 cordons nerveux néoformés. Il emiste donc un véritable collier " periintestinal ", comparable au collier perioesophagien de la tête asexuée.

Ventralement, la chaine nerveuse est rétrécie, mais elle n'est pas sectionnée.

A ce stade, on distingue une sorte de diverticule provenant de l'épidérne ventral du Ijème métamère : il correspondrait à l'ébauche d'un pygidium. Lors de

la séparation, ce bourrelet rejoint l'épiderme dorsal pour obturer la plaie.

Dans ce diverticule, on observe des cellules à noyau allongé et gros nucléole :
ce sont des cellules de n'a régénération, qui participeront plus tard à la formation du régénérat postérieur de la souche. Elles se repèrent également au niveau de la paroi épidermique latérale du I3ème segment. Le matériel de régénération est donc déjà en place dans la région postérieure de la souche avant la séparation du stolon.

Nous n'avions signalé précédemment aucune modification du tissu endodermique. Or, on remarque, à ce stade; une sorte d'hypertrophie assez considérable de l'intestin de la souche ainsi qu'un grand nombre de gouttélettes colorées en brun par le Cleveland-Wolfe, à l'intérieur de la paroi digestive. Il semble que l'épaississement de l'intestin de la souche, l'abondance des gouttelettes dans sa paroi, soitent dus à la constriction progressive s'établissant entre la souche et le stolon. En effet, tous les individus, en fin de développement stolonial, présentent un rétrécissement qui s'accentue de plus en plus jusqu'au détachement du Polybostrichus ou du Sacconereis (ph. 7). La lumière du tube digestif est donc très faible entre la souche et le stolon et les fonctions digestives se trouvent perturbées. L'hypertrophie du tissu endodermique ne serait donc pas un processus organogénétique dans le développement stolonial, mais serait une résultante de ce développement. Cette transformation du tube digestif de la souche disparait d'ailleurs quelque temps après le détachement du stolon.

On s'aperçoit donc que la tête stoloniale se forme presque exclusivement à partir du tissu ectodermique. L'endoderme reste étranger à sa formation; le nésoderme n'y participe que très faiblement.

5.- Séparation entre souche et stolon. Régénération postérieure de lasouche

Le détachement du stolon s'effectue à la suite du rétrécissement de plus en plus accentué entre les I3ème et I4ème segments. Les mouvements du stolon contribuent à rompre le petit pédoncule subsistant entre la souche et le stolon. La cicatrisation se fait immédiatement après la séparation. Il convient de signaler que le megaseptum situé entre les I3ème et I4ème segments reste dans le I3ème métamère. Peu de temps après la séparation, on peut observer une hernie du tube digestif à l'intérieur du petit pygidium en formation. Les cellules des 3 tissus sont en phase de multiplication active.

Au moment de l'apparition des dissépiments, c'est-à-dire de la métamérisation, la zone de croissance se situe au niveau du pygidium et les nouveaux segments se forment à partir de la région pygidiale. Cette régénération de métamères postérieurs est tout à fait comparable à celle que l'on observe après section entre 2 segments quelconque d'autolytus pictus.

Conclusion:

L'étude de la formation de la tête stoloniale nous a pormis de faire quelques remarques intéressantes.

- 1.- Les premiers symptômes de développement résident en l'activation de cellules épidermiques dorsales, situées à l'intérieur de la bande antérodorsale du 14ème métamère.
- 2.- Cette activation, d'abord dorsale et latérale, s'étend rapidement vers la région ventrale et forme une sorte d'anneau d'épiderme activé. Un deuxième anneau plus étroit se constitue également au niveau de l'épiderme postérieur du I3ème métamère. Cette activation ectodermique se situe donc de part et d'autre du megaseptum séparant les I3ème et I4ème segments.
- 3.- Le tissu nervoux prend rapidement de l'importance et forme en fin d'évolution un véritable cerveau. Un collier nerveux périintestinal reliant le cerveau à la chaine nerveuse apparait également avant le détachement du stolon.
- 4.- La structure de la tête stoloniale est en tous points comparable à celle de la souche. Soules existent des différences porphologiques intéressant les yeux et les antennes.
- 5.- Le tissu endodermique ne participe pas à la fornation de la tête. Celleci est donc presque exclusivement d'origine ectodermique; quelques fibres musculaires sont néoformées.
- 6.- l'eu de temps vant le détachement du stolon, des collules de régénération ectodermiques et mésodermiques apparaissent dans la région postérieure du 13ème métamère. Celles-ei permettront une régénération rapide des segments postérieurs de la souche.

E.- Evolution des produits génitaux au cours de la formation de la tête stoloniale.

Lorsqu'aucun signe extérieur de la stolonisation n'est visible mais que la future zone de développement céphalique est décelable à l'examen histologique, nous avons parfois remarqué une légère hypertrophie des néphridies des segments les plus proches du I4ème métamère. Or, le développement des gonades

chez Autolytus pictus s'effectue toujours à partir de la paroi néphridienne et de début de la formation des produits génitaux se marque par un épaississement de cette paroi: Il semble donc que l'acquisition d'une longueur suffisante (60 segments) chez Autolytus pictus permet non seulement l'apparition du bourgeon céphalique mais encore celle des éléments sexuels. Lorsque la stolonisation commence, on assiste aussitôt à un développement corrélatif des gonades.

Chez les femelles, les cellules génitales apparaissent sous la forme de cellules à gros noy au et cytoplasme encore peu chargé de réserves, à l'intérieur des parois néphridiennes. Elles se développent dans la plupart des segments du stolon mais semblent se différencier progressivement des nétamères antérieurs vors les postérieurs. En effet, les cellules génitales antérieures sont plus développées que celles situées dans la région pygidiale (ph.8).

Chez les Lâles, les péphridies des 6 premiers segments s'hypertrophient.

Puis, lors de la formation des antennes et des yeux, le cytoplasme des cellules génitales femelles se charge de réserves. Leur volume augmente considérablement. A une phase de multiplication des cellules sexuelles succède donc une phase de croissance. Chez les mâles, les spermatocytes se multiplient activement et s'étendent autour de l'intestin (ph. 9).

Au noment du détachement du stolon, les produits génitaux sont purvenus à maturité. Les ovules envahissent tout le corps des Sacconereis et compriment fortement le tube digestif. Chez les Polybostrichus, spermatides et spermato-zoïdes emplissent la cavité coelomique des 6 premiers segments.

Conclusion.

Ces observations nous permettent de montrer le parallélisme étroit existant entre le développement de la tête stoloniale et celui des gonades.

Dós la disparition du facteur endocrine inhibiteur de la région antérieure, les tissus somatique et germinal évoluent en même temps et les stolons détachés sont sexuellement mûrs. Mais, comme nous le montrerons à l'aide des expériences aux rayons X, cette évolution parallèle n'implique nullement une interdépendance des 2 tissus.

F.- Parthénogénèse rudicentaire

Nous avons observé sur préparation histologique un début de segmentation des ovules non fécondés de certains stolons d'Autolytus pictus.

De nombreux ovules sont en division et présentent les différentes phases de la mitose. Souvent, on observe une sphère attractive en vue polaire, à

l'intérieur du cytoplasme ovulaire. D'autres ovules ont donné plusieurs blastomères (ph. 10).

Cependant, chez les stolons étudiés, la segmentation ne semble pas se poursuivre très loin. Il n'existernit donc qu'une parthénogénèse rudimentaire chez ces animux.

Ce phénomène serait du à une surmaturation des éléments sexuels femelles. Nous n'avons en effet trouvé une telle augmentation que chez les stolons détachés de la souche depuis 3 semaines environ.

PLANCHE I

Section longitudinale au niveau de l'antenne médiana (a.m.) d'une tête stoloniale au début de son développement. Sous l'antenne médiane, on distingue nettement la cavité (c.) à l'intérieur de laquelle se trouvent quelques cellules mésodermiques. Le tissu nerveux (t.n.) s'est différencié en avant de cette cavité. Remarquez les 2 couches de fibres musculaires : l'une externe circulaire (c.m.c.), l'autre interne longitudinale (c.m.l.)
P.i.: paroi intestinale - S.: souche - St: Stolon - (c.m.l.)
ép.: épiderme.

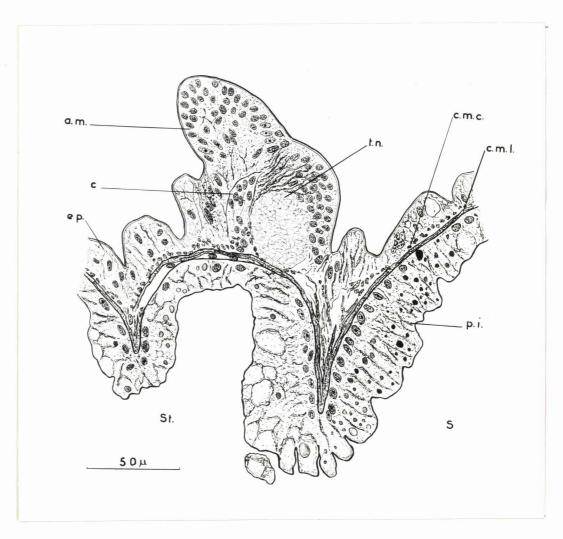
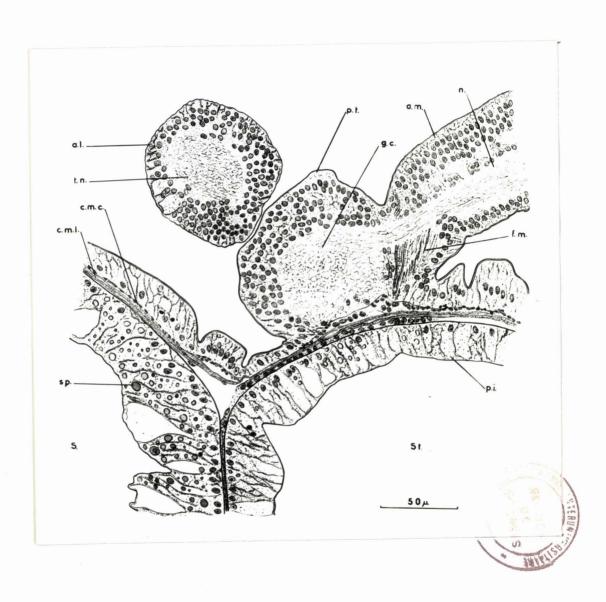


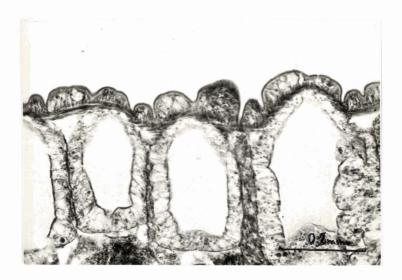


PLANCHE II

Section longitudinale au niveau de l'antenne médiane (a.m.) d'une tête stoloniale très développée. Il s'agit d'une tête de type mâle. On aperçoit en effet une petite proéminence dorsale correspondant à l'un des 2 petits tentacules (p.t.) placés à la base des antennes latérales et caractéristiques de la tête du Polhostrichus. Une section d'une antenne latérale (a.l.) apparait au-dessus du bourgeon céphalique. Dans l'axe de l'antenne médiane, se trouve un nerf (n.) en relation avec le ganglion cérébroïde (g.c.) qui s'est développé considérablement. La cavité (c.) s'est réduite et quelques fibres musculaires (f.m.) sont visibles au niveau de la jonction entre l'antenne médiane et le bourgeon céphalique. La différence entre la paroi intestinale (p.i.) du stolon et celle de la souche apparait nettement : le tube digestif de la souche est hypertrophié et rempli de sphérules (sp.), celui du stolon est normal.

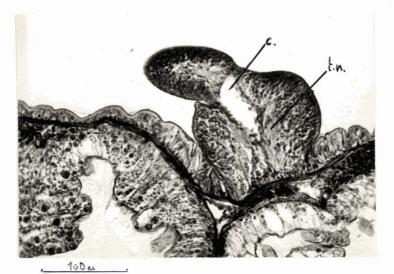




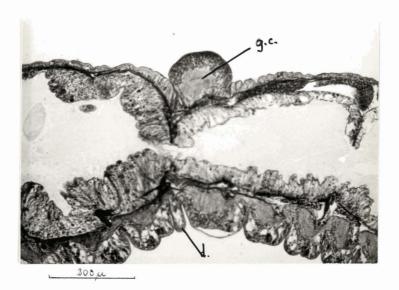


Ph.5 - Bourgeon céphalique stolonial au début de son développement (section longitudinale).





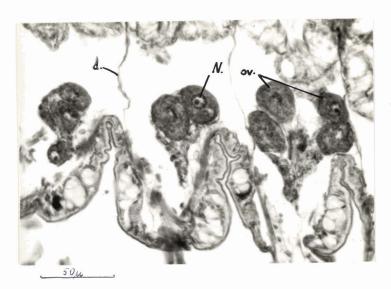
Ph.6 - Coupe longitudinale passant au niveau de l'antenne latérale d'une tête stoloniale très évoluée. La cavité (c) située sous l'antenne latérale est très importante. Le tissu nerveux (t.n.) est réduit dans cette région.



Ph.7 - Coupe longitudinale passant près du plan sagittal de l'animal. La tête stoloniale, très évoluée, présente une région centrale claire : c'est le ganglion cérébroïde (g.c.).

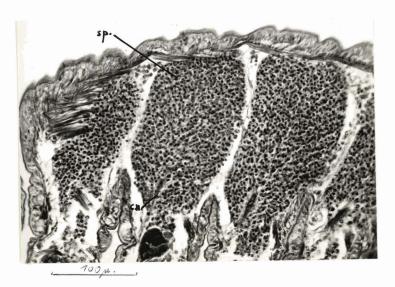
La constriction entre la souche et ke stolon, de même que l'épaississement de la paroi intestinale de la souche sont visibles. On aperçoit d'autre part le petit diverticule (d.) ventral situé entre les I3ème et I4ème métamères, et correspondant vraisemblablement à une ébauche de pygidium.



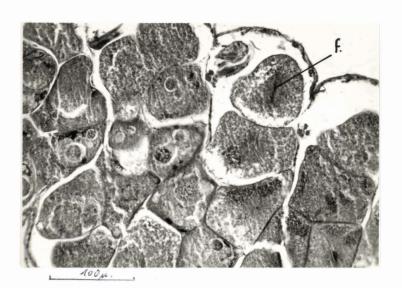


Ph.8 - Ovocytes en formation. Ov : Ovocytes N : noyau de l'ovocyte. d : dissépiment.





Ph.9 - Spermatocytes (Sp.) à l'intérieur des 17ème, 18ème, 19ème segments c.n. : canal néphridien.



Ph.IO - Parthénogénèse rudimentaire. On distingue 1 fuseau de division (f.) en haut à droite de la microphotographie. En outre, des ovules se sont segmentés en plusieurs blastomères.



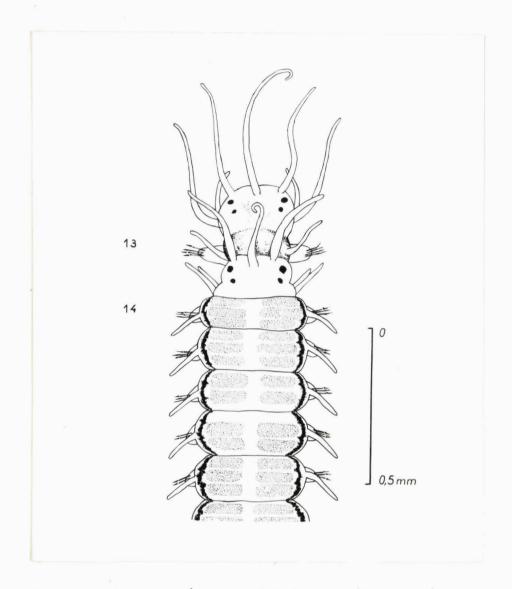


Fig. 7 - Obtention d'un animal à double tête par résection des 12 segments antérieurs. 2 têtes de type asexué ont été obtenues (d'après OKADA).



II - ETUDE EXPERIMENTALE DU DETERMINIS E DE LA STONOLISATION CHEZ AUTOLYTUS FICTUS -

Comme nous l'avons indiqué précédemment et, Okada (1929) a constaté que l'amputation des I2 segments antérieurs était suivie, en général, d'une stolonisation avec formation d'une tête stoloniale au I4ème métamère (fig.7)

Flus récemment (1959), HAUENSCHILD a effectué des expériences pour tenter de localiser, chez Autolytus prolifer, un centre endocrine, inhibiteur de stolonisation.

Cet autour a réalisé 3 types d'opérations :

- Résection du prostomium et de la region de la trompe;
- Ablation proventiculaire;
- Amputation totale des régions de la trompe et du proventicule.

Seule, la troisième série d'expériences donne des résultats significatifs avec 61 % de stolonisations. Les stolons obtenus sont tous femelles et se constituent à partir des anciens segments et non par gemmiparité, comme c'est le cas dans la nature. HAUENSCHILD en conclut à l'existence d'un organe endocrine dans la région proventriculaire.

Ces résultats obtenus chez les Autolytus sont enccre fragmentaires. Nous avons entrepris chez Autolytus pictus, une sérme d'expériences pour tenter d'apporter quelques précisions.

A. Ablation des 11 ou 12 segments antérieurs.

Technique opératoire:

Chaque animal, après anesthésie par immersion, dans une solution de chlorure de magnésium à 77,7 o/oo dans l'eau distillée, est placé sur la platine d'une loupe binoculaire. A l'aide d'un microscalpel, on sectionne le corps du ver à l'endroit choisi. Les deux tronçons sont déposés dans une boite de Pétri remplie d'eau de mer et maintenus à une température de 20° C. Aucune nourriture ne leur est fournie et une série de témoins, exempts de toute opération, est placée dans les mêmes conditions de jeûne et de température. L'eau de mer est renouvelée deux fois par semaine. En même temps, les Autolytinae opérés sont examinés à la loupe binoculaire.

Les expériences ont été faites en dehors de la période de reproduction.

Résultats.

1ère série expérimentale: Coupure entre le 11ème et le 12ème segment.

Sur 14 survivants, 9 d'entre eux ont stolonisé, ce qui donne un pourcentage de 71,4.

2ème série expérimentale: coupure entre le 12ème et le 13ème segment. 18 Autolytus sur 26 ont stolonisé, et le pourcentage de stolonisation, du même ordre de grandeur que le précédent, s'élève à 69.

Aucun des individus témoins de ces deux expériences n°a subi de stolonisation ($\mathbb{N}_{\bullet}B_{\bullet}$)

Conclusion.

Les résultats obtenus confirment ceux d'OKADA: la résection de la région phary ngienne détermine une stolonisation prématurée dans 70 % des cas en moyenne. Ce pourcentage doit être considéré comme significatif; en effet, plus de la moitié des individus opérés a stolonisé alors qu'aucun témoin n'a différencié de stolon.

Le déclenchement de cette stolonisation expérimentale suggère évidemment l'existence d'un centre endocrine inhibiteur, situé dans la région phagingement

B. Ablations pharingiennes.

DURCHON (1959) a obtenu, chez les Syllinae, des stolonisations expérimentales par ablation totale du pharynx et ablation élective du proventricule. En conséquence, nous avons d'abord tenté de reproduire ces résultats chez Autolytus pictus.

Technique opératoire.

Après anesthésie au chlorure de magnésium, les Autolytus sont placés sur la platine d'une loupe binoculaire. L'opération est réalisée à l'aide de ciseaux de Paschef-Wolf et de pinces fines.

Une incision transversale est pratiquée dans le tégument dorsal au niveau de la région médiane du proventricule. Dans le cas de l'ablation totale

N.B. - Nous avions isolé les 13èmes segments après leur séparation du stolon. Ceux-ci ont régénéré de 11 à 26 métamères mais la bande transversale, anté-rodorsale du 14ème segment n'a jamais présenté le moindre signe de développement. On peut supposer que les régénérats étaient trop jeunes pour pouvoir différencier un bourgean céphalique.

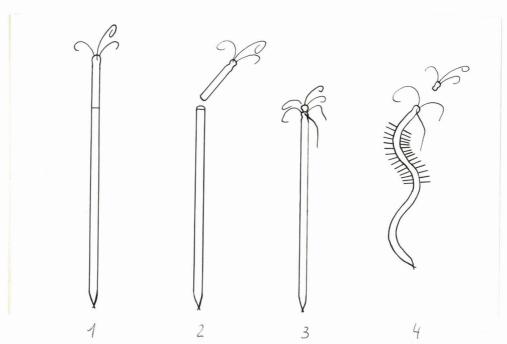
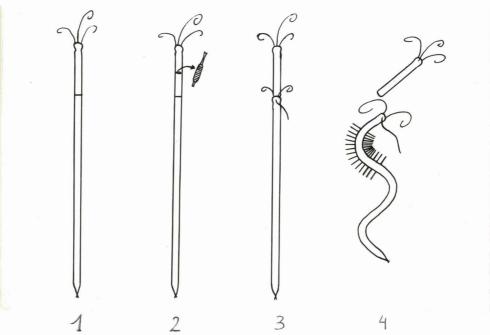


Fig. 8 - 1.animal avant opération. Le trait transversal représente la bande blanche antérodorsale du 14ème métamère.

2. résection des 12 segments antérieurs.

3.animal à 2 têtes : l'une a régénéré en avant du 13e segment, l'autre est celle du stolon, apparue à la suite de la disparition du facteur inhibiteur endocrine.

4. détachement du stolon.





SECTION DE SCIENCES

Fig. 9 - 1. Animal avant ablation pharyngienne

- 2. Ablation totale du pharynx
- 3. Formation de la tête du stolon
- 4. Détachement du stolon

du pharynx, les deux extrémités de ce dernier sont successivement amenées devant l'ouverture pratiquée; après section des connexions avec l'intestin et les muscles rétracteurs, tout l'appareil pharyngien est extirpé.

Dans le cas d'une ablation élective du proventricule, la même marche opératoire est suivie, mais les deux sections sont effectuées à chaque extrémité du proventricule qui, isolé, peut être alors extrait.

Après opération, les deux bords de la plaie sont rapprochées pour faciliter la cicatrisation, qui survient dans les deux ou trois jours suivants. Les élevages sont soumis à la température constante de 20° C.

Résultats.

1. Ablation totale du pharynx.

Deux séries opératoires ont été entreprises: l'une en janvier (période de repos sexuel), l'autre en mai (période de reproduction natu relle).

Dans les deux cas des stolons expérimentaux des deux sexes ont été obtenus avec les pourcentages respectifs de 71 % (14 opérés) et de 62 % (8 opérés).

Ces résultats expérimentaux, comparables du point de vue de leur fréquence à ceux obtenus par résection de la région antérieure (fig. 8 & 9) montrent que l'ablation totale du pharynx est capable d'induire une stolonisation. (ph.11). Cette action est-elle directe et, comme chez les Syllinae, le proventricule doit-il etre considéré comme l'organe responsable?

2. Ablation élective du proventricule.

Une première série expérimentale, réalisée en octobre, n'a donné que le très faible pourcentage de 11 % de stolons: 1 Polybostrichus et 3 Sacconereis sur un total de 36 ofpérés ayant survécu.

Une deuxième série, faite en janvier, a permis d'obtenir 44 % de stolons. Mais il convient de remarquer que le nombre d'animaux opérés (9) est trop faible pour que ce pourcentage puisse être pris en considérati on.

D'autre part, la tête des stolons mâlesne s'est formé que deux mois après l'opération, alors que délai maximum était de 25 jours après section au niveau du 13 ème segment.

Chez Autolytus pictus, l'ablation élective du proventricule est donc incapable d'induire une stolonisation expérimentale.

Discussion.

Un contrôle histologique effectué sur des individus ayant subi l'ablation du proventricule nous a permis de constater que l'absence de stolonisation n'était pas due à une régénération de cet organe.

Les résultats obtenus par HAUENSCHILD sur Autolytus prolifer et par nous-mêmes sur Autolytus pictus sont donc très différents de ceux obtenus par DURCHON chez les Syllinae, où l'ablation proventiculaire instaure un état de stolonisation permanent (Syllis amica, Trypanosyllis, zebra, Syllis vittata, Syllis prolifera). Cependant, en l'absence d'expériences d'implantations de proventricule chez des animaux préalablement privés de pharynx, et sans preuves histologiques, il est impossible, même chez les Syllinae, d'attribuer au proventricule un rôle endocrine certain.

D'autre part, le proventricule possède une structure semblable chez les Autolytinae et les Syllinae, et dans ces conditions, il est difficile d'admettre qu'un même organe ait des propriétés physiologiques différentes suivant les familles considérées.

Faudrait-il alors envisager l'action d'un autre organe ou d'un tissu à propriétés endocrines ?

HAUENSCHILD émet l'hypothèse que l'hormone inhibitrice de la stolonisation trouverait sa source dans certaines cellules ganglionnaires fuchsinophiles, situées dans la région proventriculaire.

Il convient cependant de remarquer que les ablations totales du pharynx déterminent, chez Autolytus pictus, un pourcentage de stolonisations expérimentales (70%), supérieur à celui (61%) obtemu par HATEUSCHILD, après ablation totale de la région proventriculaire chez Autolytus prolifer.

Or, nos opérations effectuées sur la face dorsale, ne peuvent causer de lésions à la chainc nerveuse ventrale.

La seule hypothèse restant à invoquer est l'existence d'un tissu endocrine situé dans la région pharyngienne, et dont le fonctionnement serait troublé par des opérations effectuées sur l'appareil pharyngien lui-même.

C'est sur ces bases que nous avons entrepris une dernière série d'expériences.

C.- Ablation totale du pharynx, suivie de la résection d'un certain nombre de segments antérieurs...

Dans ces séries opératoires, les individus subissent simultanément l'ablation du pharynx et la résection d'un nombre variable de segments antérieurs.

I°- Ablation du pharynx et résection du prostomium et du péristomium.

86 % de stolons expérimentaux ont été obtenus (I3 individus sur I5 opérés survivants).

Tableau V

Stolonisation expérimentale chez Autolytus pictus

! Type d'opérations !	Résultats (exprimés en % de stolonisation !
! ! l- Résection des ll segments antérbeurs!	71,4 % (14 individus) !
! 2- Résection des 12 segments antérieurs!	69 % (26 individus) !
! 3- Ablation élective du proventricule !	ll % (octobre è 36 individus) ! 44 % (janvier - 9 individus) !
! 4- Ablation élective du pharynx !!	71 % (janvier - 14 individus) ! 62 % (mai - 8 individus) !
! 5- Ablation totale du pharynx + coupure! du pro et du péristomium !	86 % (15 individus)
! 6- Ablation totale du pharynx + coupure! du pro, du péristomium et de 3 seg-! ments.	76 % (17 individus) !
! 7- Ablation totale du pharynx + coupure! ! du pro-péristomium et de 6 segments ! !	89 % (18 individus) !

2°- Ablation du pharynx et résection du prostomium, du péristomium et des 3 segments suivants.

76 % des individus ont libéré un stolon.

3°- Ablation du pharynx et résection du prostomium, du péristomium et de 6 segments.

89 % de stolons ont été obtenus. (ph.12).

Chez les témoins élevés dans les mêmes conditions que les individus de ces 3 séries opératoires, 25 % seulement des Autolytus ont stolonisé. Les pourcentages de stolonisations expérimentales obtenus sont donc significatifs : ce sont même les plus élevés de toutes les séries expérimentales entreprises.

Discussion

Pour faciliter les comparaisons entre les diverses séries expérimentales, tous les résultats obtenus ont été réunis dans le tableau n°V.

Il convient d'abord de remarquer que l'ablation totale du pharynx donne d'aussi bons résultats (71 % de stomonisations) que la résection de 12 segments antérieurs (71 %). En conséquence, il ne semble pas que le prostomium puisse agir sur la stolonisation. L'ablation du proventricule n'étant pas suivie de résultats significatifs, il est impossible d'attribuer une fonction endocrine à cet organe. Il parait, d'autre part, très improbable que la trompe et le ventricule soient doués d'une telle propriété.

Dans ces conditions, une seule hypothèse doit être retenue : c'est l'existence d'un tissu endocrine, localisé dans la région pharyngienne, et qui est, soit profondément lésé, soit extirpé au moment de l'ablation du pharynx. Seule, une étude histologique minutieuse permettra d'infirmer ou de confirmer cette hypothèse.

Il convient cependant de remarquer qu'en dehors des facteurs endocrines qui interviennent dans le déterminisme de la stolonisation, il existe très certainement d'autres phénomènes. En effet, dans les opérations d'ablation pharyngienne et de résection simultanée d'un certain nombre de segments antérieurs, les pourcentages de stolonisations expérimentales sont supérieurs à ceux enregistrés après ablation du pharynx ou même après résection des II segments antérieurs. On peut alors se demander si le développement du stolon, avec formation d'une tête sur le I4ème segment, n'est pas facilité lorsque le prostomium est enlevé; autrement dit, la céphalisation du I4ème métamère et l'individualisation de tous les segments postérieurs pourraient se trouver facilitées par la désorganisation d'un gradient céphalique antérieur. Après résection du prostomium, les potentialités céphaliques

présentes au I4ème segment se trouveraient renforcées et deviendraient prédominantes.

Des observations comparatives effectuées entre les expériences 2 et 7 plaident en faveur de cette hypothèse. Dans l'expérience 2, en effet, le prostomium en régénération et la tête de stolon en formation sont situés côte à côte, et il ne peut exister de différences de gradient. Par contre, dans l'expérience 7, 6 métamères séparent les 2 segments à potentialités céphaliques, dont l'un, le segment 14, peut subir une activation rapide du fait de son intégrité absolue.

Enfin, les observations relatives à la stolonisation naturelle nous ont montré que les Autolytus doivent atteindre un certain nombre de segments pour entrer en sexualisation et présenter la céphalisation du I4ème métamère. Cette constatation incite à supposer que l'individualisation d'un stolon n'est pas uniquement sous la dépendance de phénomènes endocrines, mais que les potentialités de céphalisation ne peuvent se manifester qu'en fonction d'un gradient dont l'organisation antéro-postérieure est fonction de la taille.

Ces considérations nous ont amené à étudier cet aspect de la question au cours de la stolonisation expérimentale.

D - Etude des stolons expérimentaux.

I.- Stolonisation expérimentale et longueur des individus

Au moment de chaque type d'opérations, le nombre de segments de chaque individu a été compté. En fin d'expérience, nous avons pu établir les moyennes des longueurs des Autolytus ayant subi une stolonisation expérimentale et celle des animaux restés à l'état asexué. L'écart-type a d'autre part été calculé.

Dans chaque série opératoire, on peut remarquer que la longueur des "asexués" est toujours inférieure à celle des individus en stolonisation.

D'autre part, dans cette dernière catégorie, les femelles ont toujours une taille supérieure à celle des mâles. Mais le nombre d'animaux étant trop faible dans chaque expérimentation pour se prêter à une étude statistique, nous avons préféré envisager l'ensemble de tous les résultats obtenus.

Le même procédé a été employé pour la totalité des Autolytus en stolonisation naturelle (Février à Septembre inclus).

Les chiffres obtenus sont réunis dans le tableau VI dont l'examen révèle les faits suivants :

- La longueur des individus asexués est semblable pour la schizogamie naturelle (59,47) et expérimentale (58,56).

Tableau II

	Stolonisat	tion naturelle	! ! Stolonisation expérimentale !	
! Asexués	175 ind.	59,47 + 7,62	60 ind.	58 , 56 <u>+</u> 9,83
! Stolonisation o !	114 ind.	68,3 <u>†</u> 5 , 95	49 ind.	67,34 ± 5,93
! Stolonisation o	146 i nd.	71,08 ± 4,87	37 ind.	71,54 ± 6,01



L'écart type, très élevé dans les deux cas, est cependant supérieur chez les "asexués "expérimentaux.

Eucliue soit le type de stolonisation, naturelle ou expérimentale, les Autolytus en reproduction ont une longueur à peu près constante pour un sexe donné (68,3 et 67,34 pour les mâles, 71,08 et 71,54 pour les femelles). Les écarts types, du même ordre de grandeur, sont inférieurs à ceux obtenus chez les vers asexués. L'individualisation d'un stolon et la différenciation sexuelle sont donc corrélatives de la taille.

Cette notion importante, n'est pas sans rappeler le comportement des Aelosomatidae, mis en évidence par HERLANT-MEEWIS (1951).

2 - Sex ratio -

Le nombre de Polykostrichus obtenus est de 5I et celui des Sacconereis, de 39.

Le rapport du nombre de Stolons mâles sur celui des femelles est donc supérieur à un. Les sexués mâles se travuvent donc en plus grande quantité que les sexués femelles.

L'inverse s'était produit en ce qui concerne la stolonisation naturelle. Aucune explication ne peut, pour l'instant, être fournie.

3 - Développement de la tête stoloniale, -

Dans le stableaux n°VII&VIII, nous avons rassemblé les données chronologiques relatives à la constitution des diverses formations annexées à la région céphalique du stolon expérimental.

Nous constatons que:

-a) L'élargissement de la zone antérodorsale du I4ème métamère se déclenche très tôt (3 ou 4 jours environ) après l'opération.

La suppression du centre inhibiteur endocrine provoque rapidement la réponse du territoire de la future tête stoloniale. Nous verrons, à l'aide d'une étude histologique, que ceci se comprend très facilement, en raison de la prédétermination précoce de cette étroite bande.

-b) Chez les femelles, les antennes apparaissent, soit avant, soit en même temps que les cirres tentsculaires, I7 à 18 jours en moyenne après la suppression de la région antérieure.

Les cirres tentaculaires des mâles se développent généralement I5 jours après l'opération, et les antennes se forment au bout de I7 à I8 jours.

L'allométrie majorante concernant la croissance des cirres tentaculaires des

stolons mâles se manifeste donc comme chez les stolons naturels.

- -c) Le développement céphalique se réalise en 9 jours environ pour les femelles et en I2 jours pour les mâles. Nous avons considéré que le temps nécessaire à la formation de la tête stoloniale s'étendait de l'appartition des antennes chez les Sacconereis ou des cirres tentaculaires chez les Polybostrichus, au détachement du stolon.
- -d) Les stolons se détachent en moyenne 26 jours après l'opération. Un Sacconereis s'est même formé en II jours. Les délais les plus longs sont de 53 jours.

Conclusion

Le développement céphalique des stolons expérimentaux est, en tous points, comparable à celui des stolons naturels.

4 - Longueur des différentez régions du stolon expérimental.

Dans un tableau comparatif (IX) entre les stolons naturels et expérimentaux, nous avons rassemblé les moyennes des longueurs de leurs différentes régions.

Résultats .-

Les stolons expérimentaux différent des stolons naturels par les caractères suivants :

- La région antérieure, non modifiée, comprend en général 6 segments. Cependant, cette valeur n'est pas absolument fixe : 2 Polybostrichus présentaient 7 métamères normaux.
- La longueur de leur zone médiane est également différente suivant le sexe, I4 pour les femelles, et 22 pour les mâles, mais elle tend à se réduire.
- Le rapport Sm/Ss s'élève, en moyenne, à 0,23 chez les Sacconereis et à 0,40 chez les Polybostrichus.

Conclusions -

Les stolons expérimentaux se distinguent donc des stolons naturels par le nombre parfois variable de lœurs segments antérieurs et par la longueur plus faible de leur région métamorphosée.

La tendance à une diminution dans la transformation parapodiale ne seraitelle pas simplement due à un manque de maturité des métamères ? Il semble que non, car des individus peuvent présenter des soies pélagiques surdes segments néoformés.

!Temps entre l'or Temps entre l'ap4Temps entre !Temps entre !ration et l'é-!pération et l'ap!paration des an!l'opération des!l'opération et !l'opération! !Nombre ! Type !d'indi-!Sexe!largissement de!parition des andtennes, C.T. et!antgatesheme@tT!le détachement !et le moment! d'opération! vidus! !la bande 14 !tennes et des !celte des yeux !et le ditache- !du stolon !où les ovo-! !cirres dorsaux ! !ment dusstolon ! !cytes sont ! ! Coupure au! 9 ! o ! 65 ! 175. ! 45. ! 125 ! 285 ! 165 ! 12e-13e ! !Min:45 Max:145! Min:85 Max:255! Min:75 Max:20;! Min:185 Max:35;! ! ! segment !----!---!---! 4 ! 10 ! 8 ! 16 ! 27 ! !Min:8 Max:14! Min:3 Max:10! Min:12 Max:20! Min:20 Max:31! ! 4 ! ! 4 ! 18 ! 5 ! 8 ! ! Ablation ! ! + !Min:3 Max:6!! Min:8 Max:24! Min:3 Max:6! Min:7 Max:10! Min:18 Max:31! ! du ! pharynx ! 5 ! 3 ! 25 ! 16 ! 41 ! ! ! Min:3 Max:30! Min:4 Max:41! 5 ! Min:7 Max:29! Min:24 Max:53! !pmp-péris-! 7 ! 4 ! 15 ! 3 ! 9 ! 24 ! !tomium ! ! Min:2 Max:9! Min:9 Max:17! Min:3 Max:5! Min:8 Max:12! Min:16 Max:26! !Ablation du! !mium + 3 ! 6 !segments an-!! ! Min:3 Max:9! Min:8 Mac:20! Min:2 Max:6! Min:8 Mac:12! Min:20 Max:30! !térieurs. ! !Ablation du! !pharynx et! 5 ! 9 ! 6 ! 12 ! 11 ! 24 ! !coupure du!----! ! Min:5 Max:10! Min;10 Max:20! ! ! Min:11 Max:12! Min:21 Max:32!

!segments an-!!! Min:2 Max:5! Min:4 Max:11! Min:2 Max:7! Min:7 Max:15! Min:11 Max:26!

4 ! 10

!pro-péristo!

!térieurs !

!mium + 6 ! 9 ! 0 ! 4 !

Formation de la tête stoloniale après section entre les 12e et 13e segments

et ablation du pharynx suivie de coupures antérieures

Moyennes générales

Temps entre l'o+ Temps entre Dération et Defration et	1 18 j.	· — · · · · · · · · · · · · · · · · · ·
Temps entre 1 l'opération er 1 le détachement 2 du stolon	26 j. Minimum : 11 Maximum : 35	26 j. 6 j! Minimum : 11 29 j! Maximum : 53
intre l'Temps entre l'Temps entre l'ap-l'Emps entre l'Temps entre l'apparition des parition des Ant. l'opération et! l'opération et! l'opération et! l'opération et! l'opération des Ant. ou C.T.etlou C.T et le dé. le détachement! moment où sou C.T! celle des yeux!tachement du stoi du stolon l'sont visible l'Ion=form. de tête!	9 j. : 26 Minimum : 6 j Minimum Maximum : 20 j! Maximum	12 j. Minimum : 6 j Maximum : 29 j
entre !Temps entre tion et !l'apparition des ition des Ant. ou C.T.et s ou C.T! celle des yeux	5 à 4 j.	3 à 4 j.
Temps entre	17 à 18 j. ! Minimum : 8 j! Maximum : 24 j!	.i 21 25 j. 20 20 20 20 20 20 20
'Temps entre l'o+ Temps entre Temps entre Temps entre Temps entre Temps entre 'pération et l'ap+1 'opération et 1 apparition des parition des Ant 1 opération des ant 1 apparition des Ant Ou C.T.et! ou C.T et le dé-1 le détacht d'individus pande 14 élargie Antennes ou C.T! celle des yeux!tachement du stol du stolon individus pande 14 élargie Antennes ou C.T! celle des yeux!tachement du stol du stolon individus pande 14 élargie Antennes ou C.T! celle des yeux!tachement du stol du stolon individus pande 14 élargie Antennes ou C.T! celle des yeux!tachement du stol du stolon individus pande 14 élargie Individus pande 15 Individus pande 16 Individus pande 17 Individus pande 17 Individus pande 18 Individus pande 19 Individus pande		4 j. Minimum : 2 j! Maximum : 30 j!
Nombre d'individus	25	4
Sexe	0+	8

Tableau IX

	Nb. St. médians Sm Nb. S. du stolon Ss	0,27	0,50		0,23	1 0,40
le	Segments postérieurs	36,17 ± 1,41	21,95 + 4,72	ıtale	40,51 ± 2,91	26,76 ± 3,87
Stolonisation naturelle	Segments médians métamorphosés	16,2 ± 1,35	29,2 ± 2,28	Stolonisation expérimentale	14,29 ± 1,46	22,07 + 4,39
	Segments antérieurs non transformés	0 +1	0 + 9		0 + 5:	6 + 0 2 cas = 7
	sexe d'individus!	04	o" 24		t t 31 t	41

E - Stolonisation expérimentale et maturation génitale.

Après coupure des Autolytus entre les I2ème et I3ème segments, OKADA avait fait la constatation suivante : "Parfois, lorsque la seconde tête est directement développée, il n'y a aucune trace de produits sexuels dans les segments postéricurs. Dans un tel cas, la seconde tête a toujours la même morphologie que la première, c'est-à-dire est de type asexué."

Il signale également l'obtention de stolons à tête de caractère asexué et vides de tout élément sexuel. Mais, il est regrettable qu'il n'indique pas leur nombre par rapport à celui des animaux opérés.

En abordant le prochain chapître, nous verrons qu'il existe effectivement un rapport étroit entre la morphologie céphalique du stolon et le degré de maturité génitale. Mais, ce qui nous intéresse pour l'instant, c'est l'observation d'OKADA portant sur l'absence de produits génitaux dans le coelome de certains stolons expérimentaux.

Dans les diverses séries, tous les stolons femelles, sauf un signalé dans la première expérience, renfermaient des ovules. En outre, l'observation microscopique montre que les Polybostrichus laissent échapper un grand nombre de spermatozoïdes après écrasement entre lame et lamelle.

Dans un tableau précédent (VII), nous avions indiqué le temps approximatif écuiléentre l'opération et le moment où les ovocytes sont visibles par transparence, lorsque, naturellement, les animaux ne sont pas sexués avant l'intervention. Les cellules sexuelles apparaissent déjà sous la forme de petites sphères blanchâtres, au moment où commencent à se développer antennes et cirres tentaculaires:

Toutefois, pour s'assurer de l'inhibition antérieure sur la formation des éléments génitaux, nous avons réalisé une série expérimentale, consistant en la coupure d'Autolytus apparemment non sexués, au niveau du 22ème segments

Quatre tronçons postérieurs ont régénéré une tête de type mâle, avec antennes plus ou moins bifides. Un contrôle histologique a montré la présence, à l'intérieur de ces petits stolons, de spermatocytes et de spermatozofdes. Des soies pélagiques étaient apparues sur deux d'entre eux. Le nombre de segments antérieurs non modifié était respectivement de 5 et 4; celui des métamorphosés était de I5.

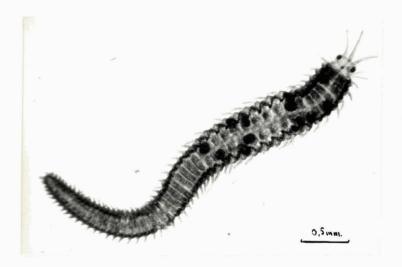
Par contre, la région située entre les I4ème et 22ème segment, était absolument dépourvue de toute cellule sexuelle. (ph.13 & 14).

Deux autres troçons étaient du type femelle. Des ovocytes étaient visibles par transparence, alors que la région comprise entre les I4ème et 22ème segments,

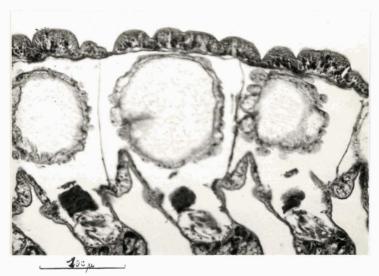


Ph.11 - Polybostrichus obtenu après ablation du pharynx. Les 6 premiers segments sont normaux, les métamères médianes (20 environ) sont métamorphosés et portent des soies pélagiques, les segments postérieurs ne sont pas transformés.

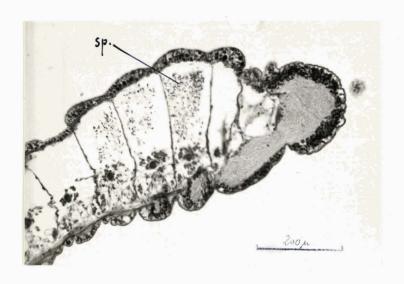




Ph.I2 - Stolon Semelle expérimental, obtenu après ablation du pharynx, du pro-péristomium et des 6 segments antérieurs. Il ne contient que peu d'ovules (12).



Ph.13 - Chez un animal ne présentant pas de signe extérieur de stolonisation, les produits génitaux sont absents dans les segmento postérieurs au 14ème.



Ph.I4 - Les segments postérieurs du même individu (réséqués au niveau du 22ème), présentant des spermatozoîdes (sp?).La jonction entre la chaine nerveuse et le cerveau (collier périintestinal) est bien visible.



était vide. L'un d'entre eux possédrit deux segments antérieurs normaux suivis de I3 métamères à soies pélagiques.

Quatre individus enfin ont régénéré une tête de type asexué.L'un de ceux-ci différencia des soies natatoires sur 6 paires de parapodes.

Dans ce dernier cas, un contrôle histologique nous apermis de conclure à l'absence totale de gamètes dans le coelome.

Discussion -

Ces observations, relatives à la sexualisation au cours de la stolonisation expérimentale, impliquent plusieurs conclusions :

- Dans la plupart des cas, la stolonisation expérimentale est corrélative d'une sexualisation. Celle-ci, déclenchée par l'opération est donc certainement inhibée par le facteur endocrine antérieur. Mais in faut remarquer que cette inhibition n'est que partielle : en effet, certains individus possèdent des voocytes en grand nombre, en dehors de la période de reproduction. Il est donc à prévoir que ka sexualisation débute avant l'individualisation du stolon. Lorsque celle-ci intervient, pour une taille donnée de l'individu et après disparition du facteur endocrine, la maturation des gamètes s'accélère et se termine en quelques semaines.
 - Lastolonisation peut intervenir sans qu'il y ait sexualisation.
- La morphilogie de la tête de stolon paraît être sous la dépendance directe de la nature des gamètes.

Ces deux dernières constatations posent un nouveau problème que nous allons envisager.

III - DISSOCIATION SOMATC-GERMINALE INFLUENCE DES FRODUITS GENITAUX SUR LE DIMORPHISME SEXUEL.

A - Dissociation somatogerminale.

La sexualisation et la stolonisation se réalisent en même temps chez les stolons naturels. En outre, l'ablation pharyngienne déclenche l'apparition de ces deux phénomènes.

Mais, les tissus germinal et somatique sont-ils intimement liés ou ne réagissent-ils que d'une manière synchrone, mais indépendamment l'un de l'autre ?
L'obtention de quelques stolons stérimes, l'observation de vers sexués sans aucun
signe extérieur de stolonisation, pourait déjà nous faire pencher vers la seconde
hypothèse, mais encore fallait-il la vérifier. Les expériences de castration aux
rayons X s'avéraient pécessaires.

Technique

Nous avons d'abord irradié les individus, que nous avons ensuite placés en stolonisation expérimentale par résection des I2 premiers segments.

Une première série d'animaux a subi une dose totale de IO.000 Roentgens, à raison de 4 séances de 2500 R chacune pendant 4 jours consécutifs. Mais, un rayonnement de 8.000 R, décomposé en 2.500 R les deux premiers jours, et 3.000 R le 3ème, s'est révélé aussi efficace pour la castration des Autolytus.

Les vers, anesthésiés au chlorure de Mg, sont déposés sur une gaze à bluter, imbibée de solution anesthésique et placée sur une lame de plastique. Ils sont alors disposés sous le localisateur de l'appareil d'irradiation.

Le corps de l'Annélide est entièrement soumis à l'action du rayonnement. En effet, une irradiation partielle, intéressant seulement la région postérieure, à partir du 14ème segment, ne donne pas de meilleurs résultats.

Après chaque séance, les animaux sont isolés en boite de Pétri et maintenus à la température constante de $20^{\circ}c$.

Résultats.

La stolonisation s'effectue dans la plupart des cas : 65 % environ des Autolytus sont capables de différencier une tête de stolon un mois après section des 12 métamères antérieurs.

Néanmoins, des animaux contenant des ovocytes avant leur irradiation, ne présentent plus aucune trace de cellules sexuelles au moment de leur stolonisation expérimentale. Des examens histologiques prouvent effectivement cette disparition des éléments génitaux : le célome est absolument vide ou ne renferme plus que quelques ovocytes en dégénérescence. Chez les Polybostrichus, on observe des spermatocytes à noyau pycnotique (ph.15-16).

Discussion

A la suite de castrations aux rayons X, on peut donc provoquer la formation de stolons, dépourvus de tout produit sexuel. Cette dissociation somato germinale montre donc nettement que le soma et le germen peuvent régir indépendamment l'un de l'autre, après disparition du facteur inhibiteur.

Ce résultat est à rapprocher de ceux obtenus par DURCHON chez Syllis vittata et Trypanosyllis zebra. Que ce soit chez les Syllinae ou Autolytinae les tissus somatique et germinal ne sont pas aussi étroitement miés qu'on pourrait le supposer.

Toutefois, plusieurs remarques doivent être faites à la suite decette

expérience d'irradiation.

I°- Le I3ème segment reste souvent attaché un long moment au stolon, alors que celui-ci possède une tête bien différenciée et des soies natatoires.

2°- En ce qui concerne les soies pélagiques, il faut remarquer que leur développement est moins important que chez les stolons naturels.

Le rapport Sm/Ss est de 0,22 chez les Sacconereis, chiffre très voisin de celui obtenu dans la stolonisation expérimentale. Il est, par contre, de 0,33 chez les Polybostrichus. Le nombre de segments métamorphosés chez ceux-ci est de 16 environ, alors qu'il s'élève à 22 chez les stolons mâles expérimentaux, non irradiés.

Enfin, chez les animaux asexués, la zone médiane supportant des soies pélagiques est très petite. Le rapport est alors de 0,17. La région médiane, à segments métamorphosés des stolons castrés diminue donc de longueur, surtout chez ceux
de type asexué. Il est difficile de savoir si cette réduction de la région métamorphosée est en relation avec la disparition des produits génitaux, ou si elle n'est
que la conséquence directe de l'action des rayons X.

Il faut encore signaler qu'une certaine perturbation affecte la région antérieure non métamorphosée des stolons castrés. Le nombre de segments antérieurs normaux est assez souvent de 7 ou 8 au lieu de 6.

Conclusion.

La castration réalisée à l'aide des rayons X, sur des Autolytus induits à stoloniser, après résection de la région pharyngienne, a montré l'existence d'une dissociation somato germinale. Dans la nature, maturation génitale et stolonisation sont déclenchées simultanément par suite de la disparition du facteur inhibiteur antérieur, mais elles ne sont pas interdépendantes.

Bien que la formation de la tête stoloniale soit elle aussi étrangère à la présence de produits génitaux, nous verrons dans le prochain paragrapheque ceux-ci jouent un rôle évident sur la morphologie céphalique du stolon.

B - Influence des produits génitaux sur le dimorphisme sexuel.

L'observațion d'OKADA, relative au caractère de la sedonde tête apparue au 14ème segment après suppression de la région antérieure, nous avait déjà permis d'entrevoir l'indépendance existant entre morphologie céphalique du stolon et les éléments sexuels. Cet auteur n'avait-il pas également comparé cette relation à celle qui existe entre l'hormone génitale et les caractères sexuels secondaires des vertébrés!

Lui-même a d'ailleurs fourni une preuve décisive de cette influence génitale sur le dimorphisme sexuel d'Autolytus, gràce à une expérience très délicate. Il pratique une incision cuneiforme sur un seul coté de plusieurs segments de part et d'autre du I4ème, ce qui provoque, au cours de la cicatrisation, un rapprochement entre les segments situés de part et d'autre de la plaie; il sectionne ensuite la région antérieure de l'animal, au niveau du I0ème métamère. Au cours de la maturation génitale, les éléments sexuels, se trouvant expérimentalement à proximité du front de section, peuvent ainsi exercer une action plus efficace sur la tête en régénáration. Celle-ci différencia deux antemnes latérales légèrement bifides et des taches ocultaires importantes (fig. IO).

À la suite de sections postérieures au I4ème métamère, il avait obtenu également toute une série de formes de transition entre la tête typiquement sexuée et celle de caractère neutre ou asexué, selon le degré de maturité des gonades.

Il concluait : " Je peux dire avec conviction que le caractère spécial de la tête sexuée chez les stolons Syllidiens, provient des influences des produits sécréteurs qui sont en relations directes ou indirectes avec la maturité des éléments sexuels."

L'observation des têtes régénérées au I3ème segments nous a permis de partager entièrement l'opinion d'OKADA à ce sujet.

La plupart des têtes étaient asexuées, mais, deux étaient de type mâle : l'une possédait une seule antenne hifide, l'autre présentait une morphologie typiquement mâle. (ph. 17-18).

En outre, une tête d'aspect femelle était apparue. Un schéna (f.11) et une photo nous montrent ses caractéristiques essentielles : d'une part, la présence d'une 3ème paire de cirres tentaculaires ventraux, d'autre part le plus grand diamètre des yeux. (ph.19-20).

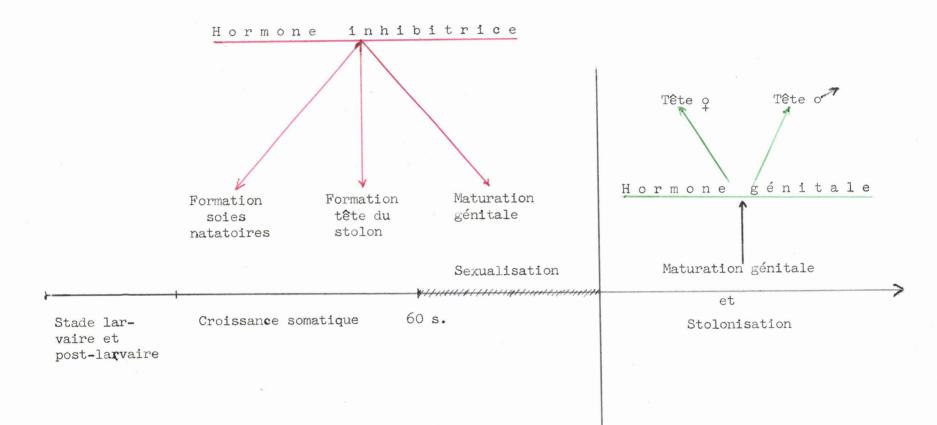
Le régénérat céphalique du I3ème segment, habituellement asexué, n'a donc può acquérir une morphologie sexuelle qu'en raison de l'influeence des produits génitaux, présents dans les segments immédiatement postérieurs.

Il faut de plus signaler que tous les stolons expérimentaux contenant des produits génitaux présentaient une tête de type sexué.

D'autre part, les observations effectuées après castration d'Autolytus nous ont encore apporté de précieux renseignements.

Les stolons "castrés" possédaient 3 types de tête : mâle, femelle et asexué. Mais ptoute une gamme de variations existait entre le caractère sexué typique et le caractère asexué.

Tableau X



Sur 27 stolons, 7 étaient neutres, 9 étaient des Polyhostrichus, mais 5 d'éntre eux ne possédaient qu'une seule antenne bifide ou 2 antennes avec un faible épaississement au lieu d'une longue ramification. Onze stolons étaient assimilables à des Sacconereis. Cinq de ceux-ci présentaient 3 paires de cirres tentaculaires, mais des yeux de faible diamètre.

Une étude histologique a été entrepriseet des faits intéressants ont été dégagés.

Les stolons a tête de type asexué ne renfermaient aucun élément génital.

Chez les Sacconereis, le coelome était vide ou ne contenait plus que que que sovocytes à noyau pycnotique. Or, presque tous ces vers étaient sexués avant la castration.

Tous les Polycostrichus enfin possédaient des restes de spermatocytes.

On peut donc en conclure que, seuls, les Autolytus, dont les gonddes sont en maturation au moment de la castration, sont susceptibles de présenter un dimorphisme sexuel.

Conclusion

La morphologie de la tête du I4ème segment semble donc être sous la dépendance directe d'un facteur d'origine génitale.

Conclusion relative aux chapîtres 2 et 3 -

La résection de la zone pharyngienne ou l'ablation du pharynx d'Autolytus pictus déterminent la formation des stolons et le développement de produits génitaux des 2 sexes.

On doit donc considérer que la région pharyngienne de ce Syllidien exerce une action inhibitrice de nature hormonale. Cependant, aucune expérience n'a permis de localiser ce facteur.

En dehors des actions endocrines auxquelles elle est soumise, la stolonisation, qui consiste en fait en la formation d'un nouvel individu avec céphalisation du I4ème segment, dépend très vraisemblablement de la modification d'un gradient antéropostérieur qui apparait au cours de la croissance somatique.

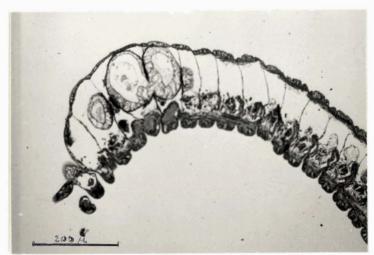
D'autre part, la maturation des gonades et la formation des stolons, bien que concemitantes, ne sont absolument pas solidaires l'une de l'autre.

Enfin, l'obtention de têtes régénérées de type sexué, au 43ème segment, et les expériences de castration aux rayons X, prouvent que la morphologie céphalique des stolons est sous la dépendance d'une action humorale, d'origine sexuelle. L'ensemble de ces interprétations relatives au déterminisme de la stolonisation est schématisé dans le tableaun°X.



Ph.I5 - Macrophotographie prise au milieu du corps d'un Sacconereis castré. Les ovocytes ont totalement disparu. Remarquez latéralement les soies pélagiques.





Ph.16 - Microphotographie d'un stolon femelle castré. Le coelome apparait complètement vide de tout élément sexuel.

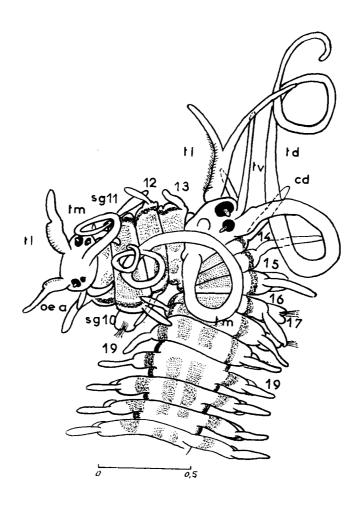


Fig. 10 - Résultat de l'expérience d'OKADA consistant en une incision umciforme de part et d'autre du 14 ème segment. Après développement des glandes génitales, une résection de la région antérieure a été pratiquée au niveau du 10ème métamère. Une tête de type mâle a régénéré et une demi-tête de Polybostrichus s'est formée au 14ème segment (d'après OKADA)

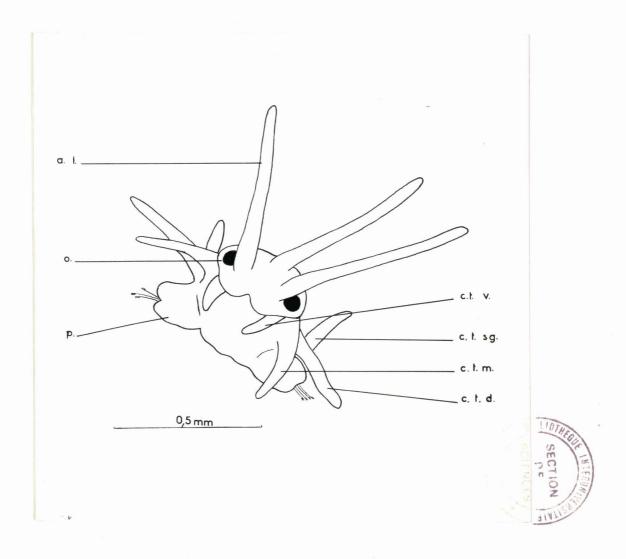


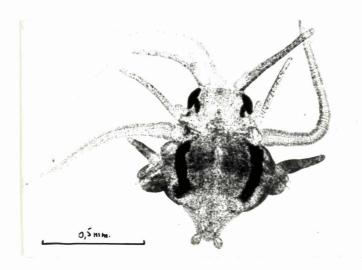
Fig. 11 - Tête de type femelle régénérée au 13e segment. Remarquez la 3ème paire de cirres tentaculaires ventraux (c.t. v.) - c.t.m. et c.t.d.: cirres tentaculaires médian et dorsal - c.t.sg: cirre tentaculaire du segment - p.: parapode - o: oeil.



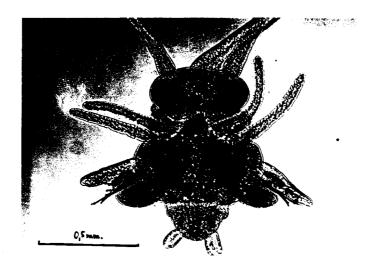


Ph.I7 - Tête de stolon mâle régénérée au I3ème segment. Les antennes latérales sont bifides et les cirres tentaculaires dorsaux sont longs et spiralés. Un animal à 2 têtes de Polybostrichus est ainsi obtenu.

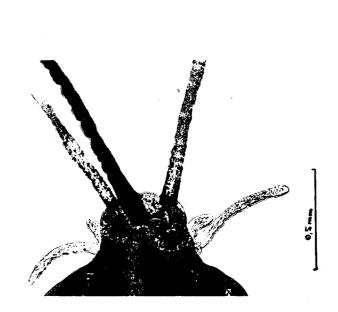


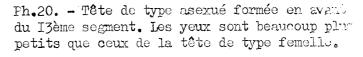


Ph.I8 - I3ème segment isolé, ayant régénéré une tête de type mâle. Une des antennes latérales est bifide, l'autre ne présente que l'ébauche de la bifurcation. Ce segment a régénéré également un pygidium dans sa région postérieure.



Ph.I9 - Tête de type femelle régénérée dans la région antérieure du I3ème segment. On distingue la 3ème paire de cirres tentaculaires ventraux (c.t.v.). Les yeux sont très développés.





IV - ETUDE EXPERIMENTALE ET HISTOLOGIQUE DE L'EVOLUTION DE LA TETE STOLONIALE EN RONCTION DE LA LONGUEUR.

INTRODUCTION

Nous avions remarqué, précedemment, l'existence d'une relation entre la stolonisation naturelle ou expérimentale et la taille des Autolytus pictus.

Mais, il convient de rappeler qu'OKADA avait déjà fait une observation intéressante sur l'influence de la longueur sur la schizogamie. En effet, à la suite de la section (on arrière du I4ème segment) de vers, présentant des signes de stolonisation, à savoir l'élargissement de la bande antérodorsale du I4ème métamère cet auteur notait : "Le résultat de cette expérience, fut la formation d'une queue parfaite dans tous les cas, et l'indication de stolonisation finit par dispataitre".

D'après l'observation d'OKADA, il semble donc qu'une diminution assez considérable de la longuarr, entraine une disparition très nette des signes précurseurs de la morphogénèse céphalique.

Nous avons donc procédé, sur des individus en stolonisation, à des sections postérieures au 14ème métamère.

Sur les animaux en stolonisation naturelle, nous avons pratiqué des coupures de plus en plus éloignées de la tête stoloniale en formation (I6ème - 20ème - 30ème - 40ème segments). Nous avons également tenu compte du degré de développement du bourgeon céphalique.

Chez des Autolytus placés en stolonisation expérimentale, nous avons réalisé deux types d'expériences:

I.- Nous avons d'abord supprimé la région antérieure des vers, puis attendu l'évolution de la tête stoloniale avant de pratiquer une seconde section, postérieure au I4ème métamère.

Cette série expérimentale nous permettait, de cette façon, de constater l'influence de la diminution de longueur en fonction du degré de développement du bourgeon céphalique.

2.7 Nous avons sectionné les individus simultanément au niveru des 13ème et 20ème métamères.

Le même type d'expérience a été effectué en pratiquart des sections aux 13ème et 30ème segments. Dans ces deux dernières séries par conséquent, la résection des segments postérieurs est effectuée avant le déclenchement des processus morphogénétiques de la tête stoloniale.

Nous avons ensuite entrepris l'étude histologique de la régression du

bourgeon céphalique d'Autolytus en stolon naturelle après coupure au I6ème métamère. Hous avons également fait quelques observations sur la régression de la tête stoloniale d'Autolytus en stolonisation expérimentale. Corrélativement, nous avons suivi la destinée des produits génitaux.

A - Etudo expérimentale

1 - Stolonisation naturelle

Fous avons choisi 4 niveaux de section : I6ème, 20ème, 30ème, et 40ème segments/

Pour tous les animaux, nous avons distingué 3 stades de développement céphalique :

- 1º) Ebauchædes antennes et des cirres tentaculaires présentes.
- 2°) Apparition des taches oculaires.
- 30) Individualisation complète de la tête stoloniale.

Résultats -

10) Coupure au I6ème segment

Prosque tous les animaux opérés, quelque soit le degré de développement céphalique, présentent une régression totale des yeux, des antennes et des cirres tentaculaires.

Durant les premiers jours qui suivent la résection des segments postériours au 16ème, les appendices céphaliques restent intacts. Les individus, no présentant que des antennes et des cirres tentaculaires, différencient même des ébauches oculaires au bout de 3 jours environ. L'évolution semble donc se pourauivre un certain temps. Puis, brusquement, vers le 6ème ou le 7ème jour, les yeux subissent une vérit ble fonte. On observe en effet une sorte de dislocation de pulvérisation des globes oculaires en petits amas rouge fonce (ph. 2% et 22). Ensuite, les antennes et les cirres tentaculaires se réduisent progressivement of il ne subsiste plus finalement que quelques moignons à la surface d'une bande blanche considérablement rétrécie. On peut encore distinguer, à ce moment, quelques petites taches de couleur sombre : ce sont les débris oculaires (ph. 23 et 24). Cette régression totale est observée sculement IO à I2 jours en moyenne apprès la section postérioure. Des têtes de Polybostrichus ou de Saccpaereis, parvenues à un stade avancé de lour développement peuvent encore subir ce phénomène d'involution. Un scul animal (sur 2I cas), vraisemblablement trop avancé dans son développement, libéra un stolon.

Après section au niveau du I6ème segment, il y a donc non seulement arrêt de

Tableau XI



Sections postérieures des Autolytus en stolonisation naturelle

1		A a loige as En Sibion	- Janon Hararens	
	ž.	Section au 16eme	segment	
Nombre d'individus	Degré d'évolution tête stoloniale	Régression N ^{sie} individus	Regression suivie d'une évolution	Evolution
		3 Regression totale en 12j 4 Regression totale en 12j mais ébauches oculaires au 3 j		
		Regression des ébauches (627) Regression totale (127)		
		8 Régression totale (42j)	e e	A Q
		Section au 20eme.	segment	· ·
		Regression totale (12j)	Regression totale (12) Détachement stolon(25)	
		1 Regression totale (10j)	Regression totale (19) Délachement stolon 35).	
		3 Régression totale (10 à 12)	Regression Totale 10j Déta chement stolon(30j)	1 0-7 Détachement stolon 10j
10		Section au 3	Boem segment	
	2	1 Regression 10j		3 2 & Détachement stolon ? 20% 40 Détachement stolon 35%
		1 Regression 10j		3 Q Det stolon doj 1 0 Det stolon 27j
			207 Régression (10j) Détachement stolon 27j	19 Det stolon 7; 200 Det stolon 27;

la morphogénèse céphalique, mais encore une sorte dellyse complète de la tête. Finalement, la région céphalique du I4ème métamère reprend son aspect initial, sous la forme d'une étroite bande antérodorsale non pigmentée.

2º) Coupure au 20ème segment.-

On assiste aussi à une régression de la tête stoloniale. Cependant, ultérieurrement, certains animaux peuvent développer à nouveau une tête au I4ème segment.
Nous avons en effet sonstaté une reconstitution des antennes, des cirres tentaculaires et des yeux, alors que ceux-ci avaient totalement régressé. Dans ce cas,
l'évolution se pour guit jusqu'à la libér tion d'un stolon absolument normal. Chez
d'autres vers, par contre, le bourgeon céphalique ne reprend plus son développement.

Cette possibilité d'une deuxième morphogénèse de tête stoloniale, après une régression, ne semble pas en rapport avec leur degré de développement, puisque même des individus ne présentant que des antennes et des cirres tentaculaires peuvent former un stolon. Celui-ci est libéré avec un certain retard évidemment.

Une section effectuéeau 20ème segment est encore capable d'induire une régression de la tête stoloniale; cependant, dans 40 5 des cas, une nouvelle flor-phogénèse se manifeste ultérieurement pour aboutir à une stolonisation. (ph.25).

3º) Coupure au 50ème segment.-

Deux cas de regression définitive seulement ont été enregistrés sur un total de 14 opérations. D'autre part, ils intéressent des têtes qui se trouvaient en début de développement. Des stades plus évolués, n'ont présenté qu'une régression momentanée, suivie d'une nouvelle morphogénèse (2 cas sur 5).

Dans la majorite des cas (II sur I4), la formation de la tête stoloniale n'a pas été entravée.

Les résultats rolatifs aux sections aux I6ème, 20ème et 30ème métamères sont réunis dans le tableau XI.

4°) Coupure au 40ème segment.-

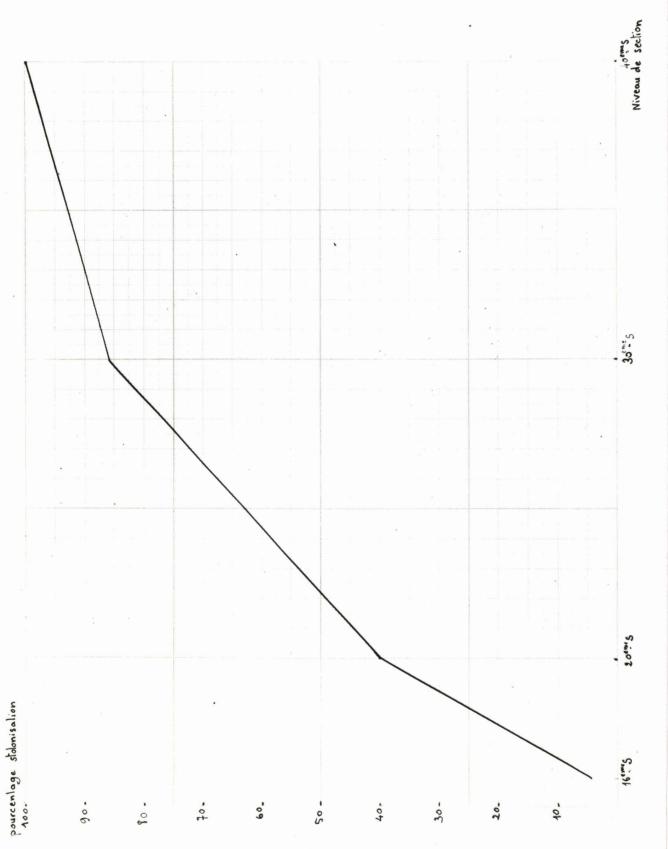
Tous les Autolytus, sans exception, poursuivent normalement leur évolution et tous les stolons se détachent dans un délai normal.

Conclusion -

Ces expériences entreprises sur des Autolytus en stolonisation naturelle nous montrent donc que l'évolution de la tête stoloniale est influencée par la résection des segments postérieurs. Lorsque le niveau de section est très proche (2 segments) de la tête en formation, cette dernière régresse totalement et définitivement; son recul (20eme, 30 me, 40ème segments), détermine un affaiblissement progressif des phénomènes d'involution, qui deviennent d'autre part momentanés. Une section effectuée au 40ème métamère reste sans influence.

Tableau XII





Corrélativement, au cours de ces diverses expériences, le pourcentage d'évolutions céphaliques (stolonisations) augmente. Ce phénomène est représenté par une courbe (tab XII) qui synthétise les résultats obtenus.

2 - Stolonisation expérimentale

Les animaux sont placés en état de stolonisation par l'ablation de la région antérieure (2 segments).

I°) Expériences de coupure au Isème segment, après un début d'évolution de la tête stoloniale.

Ces sections ont été pratiquées alors que les bourgeons céphaliques se trouvaient à des degrés plus ou moins avancés de développement.

Résultats.

Ils sont loins d'être aussi significatifs que ceux obtenus dans la stolonisation naturelle. En effet, des têtes stoloniales peu évoluées ont poursuivi leur développement alors que d'autres, nettement différenciées, ont involué (Tableaux XIII et XIV).

Nous constatons que la moitié des individus stolonisent. Mais, chez ceuxci, la morphogénèse céphalique se ralentit considérablement. Il suffit de comparer avec le tableau relatif à la morphogénèse notmale de la tête au I4eme métamère pour constater un retard d'au moins 20 jours. (tab. VIII).

Il faut aussi remarquer que les petits stolons obtenus sont assez souvent de caractère sexué ou faiblement sexué. Il semble donc que la naturation génitale ne se poursuit plus normalement après une telle opération. Inversement, les tronçons postérieurs régénèrent une tête de type sexué au I7ème segment et contienment tous des produits génitaux.

Chez les Autolytus n'ayant plus évolué après cette intervention, le bourgeon céphalique subit non seulement une inhibition de son développement, mais encore
une régression de ses appendices et de ses yeux. Cependant, cette régression est
beauccup moins nette que celle observée sur les individus en stolonisation naturable
En outre, elle se réalise beaucoup plus tardivement.

Conclusion.

Cette série opératoire ne donne pas de résultats aussi spectaculaires que ceux obtenus lors de la stolonisation naturelle. Cependant, les processus conduirant à la formation de stolons sont fortement perturbés, et, si un certain nombre de vers opérés stolonisent, c'est à la suite d'une morphogénèse céphalique très lente.

Joupure des Autolytus au 13emes segment 50, évolution Après évolution de la tête stoloniale nouvelle coupure entre les 16met 17emes segt.

50% bas dévolution

Formation des stolons -> ganimaux

		o ⁷		
68 s.		33) après coupure au 16eme S. Antennes légèrement bifides 43) après coupure détachement Stolon 07	Stolon or normal	Trongon post of
67		22) après coupure au 16 eur Seg. Allongement Antennes et C.T. Peu évolué morph. 32) Dét du stolon Non sexué	Stolon a faibles cared Non sexue	
6.8		36j. après coupure Détachement stolon Ant. légèrement bifides	Stolon à fai bles caractères	Trongon post? Tête régénerée v? Sexué
72		Joj après coupure Détachement du stolon	Stolon of Sexue	Trongon sest? Tete or Sexue
		Q		
75 3042		25) après coupure: Yeux et C.T. 30) Détacht du Stalon	Stalon 2 (Sex) 6-7-8	Trongon post? Tale type & (soul
71 (Set 2)		28 j: après coupure : yeux 40 j: Détacht du stolon	Stolon & Sexué	Trongon posts
74 7 Non sque ou debort	35	30j: Allongt Ant. et C.T. 36j Stolon de ache	Stolon type asexue Peu évolue, Non sexue	trongon ox!
62 non savi		35%: Jeux s'agrandissent 49, Jélácht du stolon	Sision Type a sexue	Trongen out trose of see
16 24 b)		30) Pétacht du stolon	Stolon Q	Trongon sox!

Coupure Autolytus au 13 eme segment Après évolution de la tête stoloniale, nouvelle coupure au 16 em segne Pas d'évolution -> 9 animaux

			Pas a evolution => =	•
		91 F	ै	14 7
6407	~		Pas d'évolution	Partie post of Sexué
718.	8		Pas d'évolution	Trongon post of Sexue
708.	(£73)	30j Légère regression des Ant et CT. Régression des 2 yeux	Trunçon post: 0" Sexué
695.	(25) Regression Amt et C.T. Regression des 2 yeux	Trongon postio
69			40) Regression C.T. Aut. ne paraissent plus bifides 530 Regression nelle Ant. C.T.	CETTE C
			Q	
72 (sex	(ب		Pas d'évolution	Tronson post' Sexué q
68 (se	+9		Pas d'évolution	Tronçon post sexué q
65 (se	+ 2	203	· Pas d'évolution	Tronçon post sexué
603	5		40) Yeux régresses	Partie post Q Sexuée Tête Q
				. 67

DE SCIENCES

- 2°) Expériences de coupures simultanées aux 13ème et 19ème segments. Résultats.
- 50 % des individus; après apparition, chez la plupart d'entre eun, des antennes et des cirres tentaculaires, ne poursuivent plus leur développement, mais les autres évoluent (N.B.) (ph.26)

Pour ces derniers, nous avons rassemblé dans le tableau XV les diverses étapes chronologiques de la constitution des appendices céphaliques et des yeux après opération. Ces subdivisions, semblables à celles que nous avisons établies pour l'étude de la formation de la tête stoloniale après ablation de la région antérieure, nous permettent de faire quelques remarques.

Si l'élargissement et l'épaississement de la bande antérodorsale du I4ème segment apparaissent très tôt, il n'en est plus de même pour les antennes et cirres tentaculaires. En outre, le détachement du stolon ne se réalise que 40 jours environ après l'opération; alors qu'il survient dans un délai maximum de 26 jours dans une stolonisation expérimentale.

La section au niveau du I9ème métamère, d'Autolytus placés au même moment en stolonisation expérimentale, n'empèche pas le déclenchement des processus de stolonisation. Cependant, dans la moitié des cas, le développement de la tête du stolon s'arrète après différenciation d'antennes et de cirres tentaculaires. Chez tous les autres individus, la morphogénèse est très ralentie, mais elle est totale.

3º) Coupures simultanées aux I3ème et 30ème segment. (tab. XVI).

Dans cette série expérimentale, tous les individus forment des stolons mâles et femelles. Cependant la formation des stolons est lente (de 32 à 35 jours).

Ces diverses expériences, entreprises sur des individus placés en stolonisation induite, nous mongrent d'abord que le moment auquel la résection des segments
postérieurs est effectuée, ne parait pas déterminant. En effet, des sections effectuées au I6ème segment après début de différenciation céphalique, et dus coupures
faites au I9ème métamère avant le déclenchement des processus morphogénétiques donnent des résultats similaires.

N.B. - Parmi les stolons obtenus, deux étaient asexués et un troisième présentait une seule antenne bifide. Nous reviendrons sur ces résultats dans un chapitre ultérieur.-

	ime en jos	urs		Tablea	u XV					
! Type !d'opération	!Pas d'é- !volution				Evolution			!		
	! 50 %	!	AND AND NOW HAVE AND AND NOW HAVE NOW AND AND AND AND AND AND AND AND	50 %						
! ! ! ! ! ! !	!	! !Sexe !	!l'opération et !l'apparition de !la bande élargie !au l4e segment	!pération et l'ap !parition des an !tennes ou des	!parition des an !tennes ou des C !T.et apparition	!tennes ou des C	! l'opération ! et le déta- ! chement du	!Evolution !des tron-!!çons pos-!!térieurs!!(20 -		
!simultanées !aux 13e et !20e segments	!	! ! op !	! ! 4 !	26 à 27	! ! 4 à 5 !	! ! 11 !	! 38 !(1 stolon ase- ! xué)	! ! sexués !		
!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!!	! ! !	! ! 0 ²⁷ !	! ! 6 !	23	9 ! !		! ! 40 !l stolon asaxué !l st.peu évolué			
!	50 %	! !			50 %					
! Coupures !simultanées !aux 13e-20e !segments		! 0+	! ! 4 !	27	10	! ! 16 !	! ! 43 !	! sexués !		
! Résection ! des régé- ! nérats !	: ! ! !	! ! o" !	! ! 4 !		12	! ! 30 !	41	! sexués !		

t-		sexe	0+	,		!	0+	*0
temps exprime en Jours		Temps entre 1'o-! pération et 1'ap! parition de la ! bande 14 élargie!	9	5			†	7
Col	Evol	Temps entre 1'o-! pération et 1'ap! parition des Ant! ou C. T.	21	; [1]	CO		13	∞
Coupures simultanées	Evolution: 100 %	I 1	9	16	Coupures simultanées aux 13e - 30e s. Résection des Régénérats	Evolution : 9	ιΛ	2
XVI s aux 13e - 30e s.		Temps entre l'ap! Temps entre l'ap! parition des Ant! parition des Ant! ou C.T. et celle!ou C.T et détache! des yeux !ment du stolon !	12	24	s aux 13e - 30e s. Régénérats	95 %	25	23
		Temps entre l'o- pération et le détachement du stolon	52	35			35	32
		Evolution des tronçons per 6-	! Tous sexués sauf 1.2 faibl.sexués 	! ! Tous sexués			! l asexué autres sexués 	: tous sexués :

D'autre part, comme pour la stolonisation naturelle, plus le niveau de section postérieure est éloigné de la tête stoloniale, moins le développement de celle-ci est perturbé.

Discussion.

L'involution de la tête stoloniale après résection de segments postérieurs pose un premier problème, celui de l'origine exacte de ce phénomène.

Il convient d'abord de rappeler que la régression est d'autant plus importante que le niveau de section est rapproché de la tête stoloniale en formation. Doit-on rechercher là une influence de processus de régénération susceptibles de perturber la morphogénèse céphalique et dont l'action serait d'autant plus faible que le régénérat serait éloigné du I4ème segment. Cette hypothèse ne semble guère plausible. En effet :

- I°) Après section d'un individu entre le I2ème et le I3ème sagment, on assiste simultanément à la régénération d'une tête sur le I3ème segment et au développement d'une 2ème, de type stolonial sur le I4ème.
- 2°) Des sections effectuées en même temps au niveau desI2ème I3ème I9ème, 20ème segments sont suivies : de la régénération d'une tête au I3ème métamère de segments postérieurs au I9ème, et dans 50 % des cas, du développement d'une tête de stolon sur le I9ème segment.
- 3°) Des tronçons postérieurs, isolés par section en arrière du I4ème métamère, stolonisent et corrélativement régénèrent une tête de type stolonial. Or, nous avons constaté expérimentalement que des résections effectuées en arrière de ce régénérat céphalique sont sans effet sur l'évolution de ce dernier.
- 4º) Nous avons effectué des sections simultanées aux I3ème 20ème ou I3ème 30ème segments, et les régénérats postérieurs ont été réséques au fur et à mesure de leur apparition. Ces résections postérieures répétées n'ont exercé aucune influence sur l'évolution de la tête du stolon : les résultats obtenus sont semblables à ceux que nous avons exposés précédemment dans les expériences de sections simultanées au même niveau. (tab. XV à XVI).

Il ne semble donc pas que la régression de la tête stoloniale soit déterminée par la somation d'un régénérat.

Dans ces conditions, il est logique de penser à une influence de la longueur des individus sur le déroulement des processus morphogéniques de la tête stoloniale.

Nous avons vu précédemment que les Autolytus, qui entrent en stolonisation possèdent un nombre de segments relativement constant; nous avions émis l'hypothèse d'une influence de la taille sur le déclenchement de la schizogamie. Les résultats

relatifs à l'involution céphalique, consécutive à une résection postérieure, semblent constituer des arguments en faveur de cette hypothèse.

Dans le cas de la stolonisation naturelle, une taille minima (50 segments) est en effet nécessaire pour que la différenciation céphalique puisse s'achever. Four un nombre de segments inférieurs, le territoire céphalique en cours de morphogénèse, subit une involution. La résection de segments postérieurs serait donc susceptible de modifier brusquement un gradient en inhibant les potentialités céphaliques au 14ème segment.

Un autre aspect des résultats obtenus mérite de retenir maintenant notre attention. Nous avons constaté en effet que, chez les individus en stolonisation expérimentale, les phénomènes de régression sont toujours beaucoup plus faibles que ceux obtenus chez les Autolytus en schizogamie naturelle. Comment expliquer cette différence de comportement ?

Il ne faut pas oublier que la taille n'est pas le seul facteur à envisager. Dans l'étude du déterminisme de la stolonisation, nous avons mis en évidence l'existence d'un facteur endocrine, situé dans la région pharyngienne. En conséquence, chez les animaux placés en stolonisation expérimentale, l'influence du facteur taille se trouve réduite par suite de l'ablation de la région pharyngienne qui détermine la disparition totale du facteur inhibiteur endocrine. Dans ces conditions, déclenchée expérimentalement, l'évolution de la tête du stolon, quoique ralentie, peut cependant se poursuivre.

Conclusion.

La résection de segments postérieurs chez des Autolytus pictus en stolonisation naturelle détermine une involution de la tête stoloniale en développement.
Cette régression céphalique est d'autant plus forte que le niveau de section est
plus rapproché du I4ème segment. Des sections effectuées aux environs du 30ème
segment sont sans effet.

Les mêmes expériences effectuées sur des animaux en stolonisation expérimentale déterminent des régressions beaucoup plus faibles; d'autre part, le niveau critique à partir duquel les sections sont inefficaces est plus antérieur que précédemment (entre le 20ème et le 30ème segment).

L'ensemble des résultats obtenus a été interprété comme un argument en faveur de l'hypothèse relative à une influence de la taille dans le déclenchement de la stolonisation chez les Autolytus pictus.

Chez ces Syllidiens, la schizogamie serait déterminée par la disparition d'un facteur endocrine inhibiteur survenant chez des individus ayant atteint une



Ph.2I - Début de la régression de la tête s'a loniale. Les yeux commencent à se fragments en petites táches noirâtres. Les cirres tendeculaires et les antennes n'ont pas encore régressé.



Ph.22 - Début de la régression.



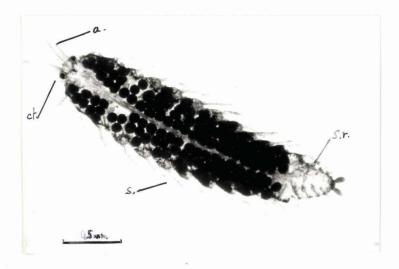


Ph. 23 - Tête stoloniale en voie de régression totale. Les globes oculaires se morcellent en petites masses noirâtres. L'involution átteint également les antennes et les cirres tentaculaires.

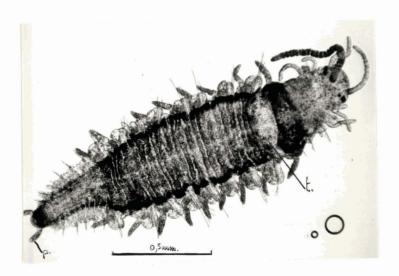


Ph.24 - Fin de la régression. Seuls subtent encore quelques débris oculaires à la surface d'une bande blanche élargie. Antennes et cirres tentaculaires ont totalement régressé.





Ph.25 - Saccpnereis issu d'un animal en stolonisation naturelle, sectionné au 25ème segment. La tête stoloniale n'a pas régressé. a : antennes, c.t. : cirres tentaculaires. s : soies pélagiques, s.r. : segments postérieurs régénérés.



Ph.26. - Autolytus réséqué au I3ème segment. Après évolution de la tête stoloniale (t.), nouvelle résection au niveau du 21ème segment. Le I3ème métamère a régénéré 3 segments et une tête de type asexué. Le 21ème, un pygidium (p) et quelques segments. Le bourgeon céphalique stolonial n'a plus poursuivi son développement et a régressé.



taille minima (40 segments).

Les potentialités céphaliques du I4ème segment doivent être interprétées comme la conséquence d'une différenciation cellulaire s'effectuant progressivement, à ce niveau, au cours de la croissance somatique. Elles sont d'autre part susceptibles de subir une involution à la suite d'une diminution expérimentale de la taille qui entraine une perturbation dans la hiérarchie des territoires et dans la détermination de cette ébauche.

B - Ltude histologique de la régression de la tête stoloniele

E · Stolonisation naturelle.

Tous les animaux ont été sectionnés au I6ème segment.

Nous avons choisi des individus des 2 sexes présentant divers degrés de développement, mais, la plupart d'entre eux étaient très évolués.

Pour suivre d'une manière précise la régression de la tête stoloniale, nous avons fixé quotidiennement un animal depuis le jour suivant l'opération jusqu'au 25ème.

Iº) Début de la régression.

Ce n'est que 8 jours environ après la section du I6ème segment, que l'on observe des modifications au niveau du bourgeon céphalique du I4ème métamère. En effet, jusque là, aucun changement structural ne peut être décelé. Seuh, un relachement de la constriction entre les I3ème et I4ème segments semble se réaliser (ph27).

Pendant cette période, on peut, parfois, constater une hypertrophie du tube digestif du stolon ainsi qu'une accumulation importante de gouttelettes dans sa paroi. L'intestin du stolon ressemble alors à celui de la souche. Ces changements sont vraisemblablement dus à la fermeture du tube digestif par suite de la section postérieure.

Nous avions signalé précédemment que la régression intéressait d'abord les yeur. L'étude histologique confirme cette observation. Les globes oculaires se fragmentent en petites masses arrondies, qui se répartissent à l'intérieur du bourgeon. Cependant, certains résidus semblent être rejetés à l'extérieur. En effet, nous avons parfois observé des fragments de cristallin à la surface du bourgeon.

Les antennes sont également atteintes et contiennent un grand nombre de noyaux de couleur sombre, pycnotiques.

Cependant, ectoderme et tissu nerveux ne semblent pas encore en voie de régression : les noyaux de ces tissus sont normaux et les fibres nerveuses forment une zone centrale bien délimitée.

2º) Déroulement de la régression.

La dégénérescence des yeux s'accentue, et ceur-ci se réduisent en de nombreuses masses brun foncé, éparses à l'intérieur du bourgeon céphalique. (ph.28).

Corrélativement, les antennes subissent une involution de plus en plus marquée. La plupart des noyaux sont noirâtres, et le tissu nerveux, situé dans leur axe, disparait. Il semble que les antennes se fragmentent, car on peut parfois remarquer un rétrécissement assez important à leur base. Les cirres tentaculaires régressent en même temps. (pl. III).

Des noyaux appartenant aux cellules nerveuses et ectodermiques apparaissent plus foncés que les autres : ils sont pycnotiques. La régression atteint également les fibres nerveuses. En effet, la région centrale du ganglion céphalique, uniquement constituée par ces fibres, diminue de volume et ses contours deviennent plus itréguliers.

La cavité, située à la base du bourgeon céphalique, se réduit d'une façon assez importante, surtout au niveau des antennes latérales.

L'observation de quelques noyaux pycnotiques appartenant aux cellules épidermiques des parois antérieures latérales et centrales du I4ème métamère prouve que la régressioh s'étend à tout l'anneau d'ectoderme activé. En outre, on ne distingue plus de cellules de régénration au niveau de l'épiderme postériour du I3ème segment.

3°) Fin de la régression.

L'importance de l'épiderme et du tissu nerveux du bourgeon réphalique diminue progressivement par suite de la mort de leurs cellules. (ph.29-30).

Finalement, le bourgeon reprend l'aspect qu'il avait au moment de l'élargissement de la bande antérodorsale du I4ème segment : un petit bourrelet, formé
de quelques cellules épidermiques, à peine soulevé au dessus des fibres musculaires.
Mais il recèle encore les vestiges de son développement : 3 petits moignons situés
à sa surface rappellent l'existence des longues antennes, et plusieurs masses
brunâtres, éparses dans sa paroi, révèlent la présence des anciens globes oculaires.

Il convient de signaler que nous avons parfois observé, en fin de régression une sorte de rejet de ces résidus oculaires dans la cavité coelomique. En effet, sur certaines coupes, nous avons constaté la présence des masses brunâtres entre la bourgeon et les fibres musculaires et même sous cette couche musculaire. Il est vraisemblable que ce rejet est du à l'écartement des vellules épidermiques (pl.IV).

^{4°)} Régression suivie d'un nouveau développement.

Hous avons signalé précédemment la possibilité d'une nouvelle évolution de la tête stoloniale après sa régression. Nous avons suivi ce processus sur préparations histologiques.

Cette reprise du développement se marque par la multiplication intense des cellules épidermiques. On observe en effet de nombreuses figures de mitose dans l'épiderme du bourgeon. Cependant, au fur et à mesure de la reconstitution de la tête stoloniale, les résidus oculaires subsistent, et, au moment du détachement du stolon, de nombreuses masses brunâtres se trouvent réparties à l'intérieur des tissus épidermiques et nerveux. Un fait important est donc précisé; les anciens éléments oculaires ne participent pas à l'édification des nouveaux yeux. D'autres cellules se différencient pour reformer ces organes. (ph.31).

2 - Stolonisation expérimentale.

Nous avons étudié l'évolution d'animaux sectionnés au I6ème segment après évolution de la tête stoloniale et le développement de la bande antérodorsale de quelques individus sectionnés simultanément aux I3ème et 20ème segments.

A la suite de ces expériences, hous avions constaté que la régression du bourgeon céphalique stolonial était beaucoup noins nette que celle observée dans la stolonisation naturelle.

L'examen histologique apporte aussi une confirmation aux observations morphologiques. La structure de la tête stoloniale ne semble subir aucune modification profonde. Les yeux ne se fragmentent pas. Les antennes et les cirres tentaculaires restent normaux. Le tissu nerveux forme un ganglion central bien délimité et la cavité est assez allengée au niveau des antennes. Des cellules musculaires se trouvent à l'intérieur de cette cavité. Nous n'avons pas constaté de mitoses dans les cellules ectodermiques du stolon.

Il semble donc qu'il y ait arrêt de l'évolution de la tête stolòniale; cependant les processus de dégénérescence ne l'affectent pas.

Conclusion

L'étude histologique de la régression céphalique, dans le cas de la stolonisation naturelle, confirment donc les observations morphologiques que nous avions faites précédemment.

Pendant une période de 8 à 9 jours environ, aucun signe de dégénérescence n'est visible. Mais, les divisions cellulaires n'ont pas lieu et le développement est inhibé.

L'involution affecte d'abord les yeux, qui se fragmentent en un grand nombre de massés brunâtres. Les antennes et les cirres tentaculaires subissent également une régression précoce.

Ensuite, l'ectoderme et le tissu nerveux se réduisent peu à peu. Les noyaux devienment pycnotiques et les cellules dégénèrent.

En fin de régression, il ne subsiste plus qu'un petit bourgeon contenent quelques cellules épidermiques et des masses noirâtres correspondant aux résidus oculaires.

Dans le cas d'une reprise de l'évolution céphalique après régression, de nouvelles cellules se différencient pour reconstituer la tête du stolon.

Enfin, l'étude histologique de la régression céphalique d'individus en stolomination expérimentale confirment les observations morphologiques. On assiste à un blocage du développement plutôt quaune involution de la tête.

C - Evolution des produits génitaux au cours de la régression de la tête stoloniale.

a) Stolonisation naturelle.

Chez les mâles, quelques jours (5 à 6 j;) après la section du I6ème segment, les cellules sexuelles sont toujours à l'état de spermatogytes. Il semble donc que, parallèlement à l'évolution de la tête stoloniale, il y ait inhibition du développement génital.

Mais, chez des animaux présentant une régression avancée du bourgeon céphalique (I3 à I4 jours après la section postérieure), on assiste à une dégénérescence des cellules sexuelles. On observe soit des spermatogytes à noyau noirâtre, pycnotique, soit quelques cellules éparses à l'intérieur de la paroi néphridienne, considérablement réduite et d'aspect vacuolaire. Par contre, les tronçons postérieurs correspondants, transformés en stolon, contiennent tous des spermatozofides. (ph.32-33).

Lorsque la tête stoloniale d'individus femelles est complètement régressée, nous avons parfois remarqué une dégénérescence nette des ovulles. Il apparait alors une sorte de masse cytoplasmique où subsiste encore quelques cellules femelles, dans la paroi néphridienne. (ph.34635).

b) Stolonisation expérimentale.

Nous avons également procédé à la fixation de tronçons antérieurs et postérieurs au I6ème métamère.

Chez les mâles, dans la plupart des cas, les segments antérieurs sont vides

Tableau XVIII

			Tronçons (17e - pygidium		
Sexe	Sexe d'individus	Segments antérieurs normaux	Segments médians métamorphosés	Segments postérieurs	Sm/Ss
0+	6	0 + 7	12,77 ± 2,5	36,6 + 3,84	0,24
	······································	Min: 4 Max: 6			
0	10	4 + 0 Max : 6	23,2 + 4,35	27,6 ± 5,85	0,42
1 1 1 1			Trongons (20e - pygidium)		
0+	15	2,8 + 0	13,3 + 2,59	39,06 + 5,05	0,24
0	22	4,5 ± 0 Max: 7	17,3 ± 4,97	24,18 + 3	0,38
1 1 1	- 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1	T.	Tronçons (30e - pygidium)		
0+	12	2,9 + 0	8,75 ± 3,03	30,25 + 3,36	0,21
! ! ! 0		3,6 Min:3 Max:6	14,18 + 3,07	21,45 ± 1,76	92,0
	•			•	

ou contienment quelques spermatocytes, alors que les tronçons postérieurs renferment des spermatozoïdes. Un seul animal contenait quelques gamètes mâles entre les 14ème et 16ème segments.

Chez les fenelles, les ovules semblent normaux ou sont en dégénérescence. (ph.36)

Chez les Autolytus pictus en stolonisation naturelle, une importante diminution de longueur provoque non sculement une régression de la tôte stoloniale, mais encore celle des produits génitaux. L'involution affecte à la fois les tissus somatique et germinal.

Dans le cas de la schizogamie expérimentale, on assiste à un arrêt du développement ou à une régression des éléments sexuels.

D - Etude des stolons formés à partir de tronçons postérieurs isolés.

Les différentes sections aux I6ème - 20ème et 30ème segments d'individus en stolonisation expérimentale, nous ont permis d'isoler un certain nombre de tronçons postérieurs.

La plupart de ceux-ci, après régénération d'une tête de type sexué, ont évolué en stolon mâle ou femelle. (ph. 37).

Nous avons établi les moyennes du nombre de segments antérieurs et postérieurs normaux, et du nombre de segments métamorphosés de ces stolons.

Les résultats ont été réunis dans le tableau nºXVII.

I°) Tronçons compris entre le 17ème segment et le pygidium.

En comparant les résultats à coux obtenus dans la stolonisation expérimentale, nous constatons que :

- Le nombre de segments antérieurs est de 4 pour les deux sexes, au lieu de 6. Certains individus peuvent posséder 3, 5 ou 6 métamères antérieurs normaux.

La longueur de cette région peut donc subir des variations, contrairement à celle des stolons expérimentaux, qui comprend presque toujours 6 segments. En outre, elle est plus courte.

- Les parapodes portant les soies pélagiques sont moins nombreux.
- Le rapport entre la longueur médiane, métamorphosée, et la longueur totale du tronçon Sm/Ss, est de 0,24 chez les femelles et 0,42 chez les mâles.

La région médiane des fragments d'Autolytus pictus, compris entre le I6ème segment et le pygidium, représente environ les 2/10ème de leur longueur totale chez les femelles et les 4/10-me chez les mâles, comme chez les Sacconcreis et

les Polyhostrichus expérimentaux.

2°) Tronçons compris entre le 20ème segment et le pygydium.

Le nombre de segments antérieurs diminue chez les fragments sexués femelles. Par contre, il tend à augmenter un peu chez les tronçons sexués mâles.

La longueur de la région médiane est plus comrte chez les mâles, mais ne change presque pas chez les femelles.

Le rapport Sm/Ss a la même valeur chez les femelles (0,24). Par contre, chez les tronçons de sexe opposé, il diminue un peu (0,38 au lieu de 0,42).

3°) Tronçons compris entre le 30ème segment et le pygidium.

La région antérieure est de même Mongueur que précédemment chez les Sacconereis mais elle est plus courte chez les Polybostrichus.

Les segments métamorphosés sont moins nombreux dans les deux sexes. Le rapport Sm/Sm est de 0,21 chez les fenelles et 0,37 chez les mâles.

Conclusion: Bien que les rapports Sm/Ss tendent à diminuer au fur et à mesure de la diminution de taille des tronçons postérieurs, ceux-ci ont cependant des valeurs très proches.

Stolons expérimentaux femelles		: 0,23	mâles	:	0,40
Tronçons (17eme pygidium)	femelles	: 0,24	mâles	:	0,42
Tronçons (20ème pygidium)	femelles	: 0,24	mâles	:	0,38
Tronçons (30 me pygidium 🕽	femelles	: 0,2I	mâles	: (0, 36

Il semble donc que la région médiane métamorphosée des tronçons postérieurs représente toujours une fraction à peu près égale de leur longueur, quelque soit le nombre de segments.

PLANCHE III

Tête stoloniale en voie de régression. Les résidus oculaires (r.o.) noirâtres sont épars à l'intérieur du bourgeon céphalique. L'antenne latérale (a.l.) est également en dégénérescence et n'est plus réunieau bourgeon que par un étroit pédoncule. C:m.c. et c.m.l.: couches musculaires cirtulaire et longitudinale. ép.: épiderme - p.i.: paroi intestinale - S.: souche - st.: stolon



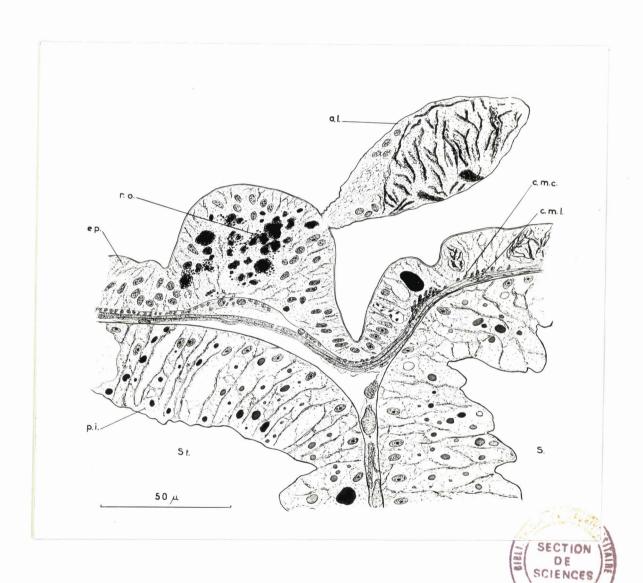
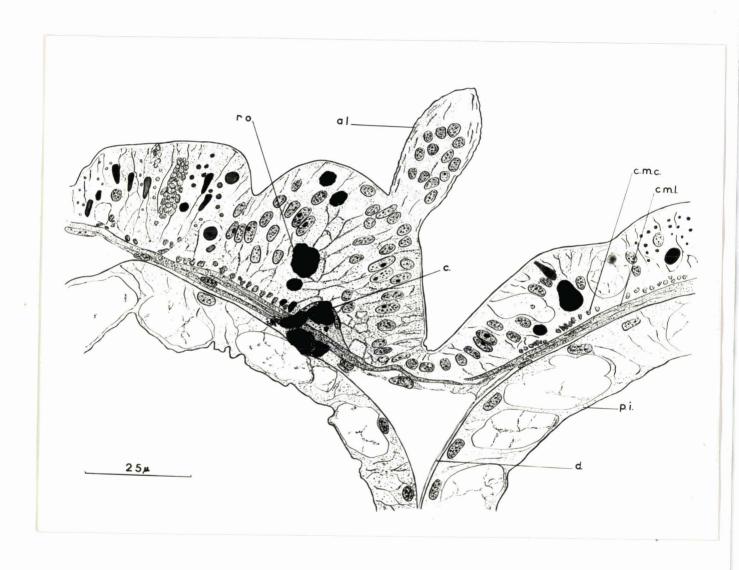
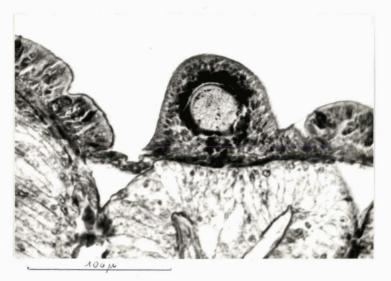


PLANCHE IV

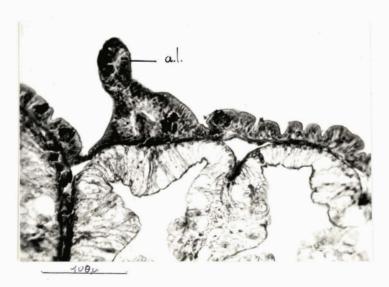
Tête stoloniale totalement régressée. Il subsiste encore un résidu d'antenne latérale (a.l.) à la surface du bourgeon céphalique. De nombreux débris oculaires demeurent encore à l'intérieur du bourgeon. Quelques uns ont passé dans la petite cavité (c.) et ont même traversé la couche musculaire. Certains noyaux apparaissent plus allongés que les autres et possèdent un nucléole très apparent ; ils appartiennent vraisemblablement à des cellules de régénération, prêtes à contribuer à une nouvelle évolution céphalique.







Ph.27 - Section longitudinale at niveau d'un oeil de la tête stoloniale en début d'involution. Le cristallin est encore intact, mais les cellules oculaires commencent à dégénérer.



Th.28 - Bourgeon céphalique stolonial en voie de régression (IO jours après la résection postérieure). Les fragments oculaires apparaissent sous la forme de taches noirâtres. L'antenne latérale (a.l.) est en voie de régression.

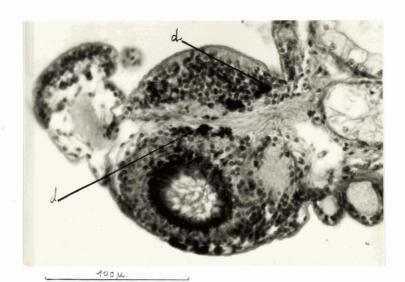




Ph.29 - Fin de la régression (I5 jours après l'opération). Les masses noires correspondent aux résidus oculaires remplissent un bourgeon céphalique considérablement réduit.

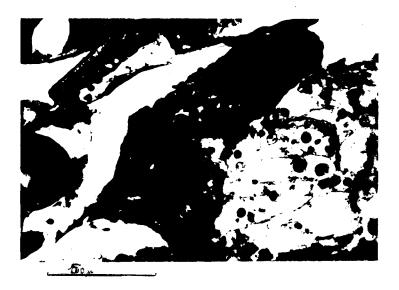


Ph.30 - Fin de la régression (18 jours après la résection). Le petit diverticule à l'ectoderme correspond au vestige d'une antenne latérale.



Mh.3I - Tête d'un stolon détaché de la souche malgré la résection au 20ème segment. Le bourgeon céphatque avait régressé. Après cette involution, il avait repris son développement. On distingue, à l'intérieur de cette tête stoloniale, des débris oculaires noirâtres (d), preuve d'une ancienne régression.

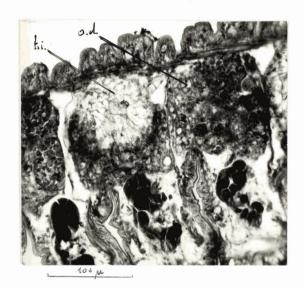




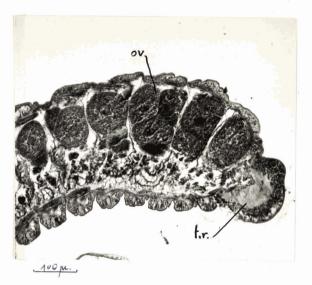
Ph. 32 - Début de la régression des spermatocytes. Les noyeux apparaissent noirâtres.



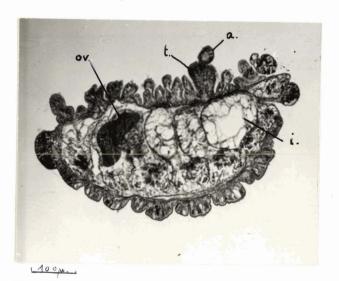
Ph. 33 - Fin de la régression des spermatocytes. Ceux-ci ont complètement disparu. Il ne subsiste plus qu'une sorte de tissu très vacuolisé autour du canal néphridien (c.n.).



Ph.34 - I5 jours après la résection au 20ème métamère, les ovules ont complètement gégénéré. Ils apparaissent sous la forme d'un amas cytoplasmique noirâtre, à l'intérieur de 3 segments (o.d.:ovales dégénérés; t.i.: tissu intestinal)

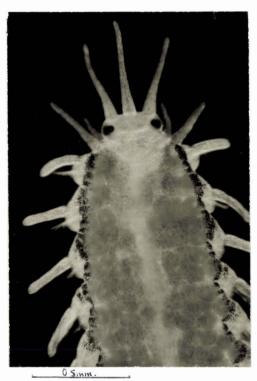


Ph.35 - Partie postérioure du même individu (21ème segment-pygidium). Les ovules (ov) ne sont nullement en voie de régression(t.r.:tête régénérée.)



Ph.36 - Fragment d'Autolytus compris entre les 13ème et 16ème métamère. Le bourgeon céphalique stolonial est visible. Il ne subsiste plus que 2 ovocytes en voie de dégénérescence à l'intérieur de ce fragment (ov : ovocytes, i : intestin; t : tête du stolon; a : antenne).





Ph. 37 - Tête de type femelle régénérée au 21ème segment. Les pvules sont bien visibles par transparence.



CONCLUSION

- Une étude préalable de la stolonisation naturelle, chez Autolytus pictus, nous a permis de dégager un certain nombre de faits intéressants :
 - . La période de reproduction s'étend, à Wimereux, de la fin du mois de février au début du mois de septembre.
 - . Les individus asexués sont en moyenne plus courts que les mâles, eux-mêmes de plus petite taille que les femelles.
 - . Les transformations somatiques sont plus profondes chez les Polybostrichus que chez les Sacconereis.
 - . Le sexe peut se différencier très précocement en raison d'une allométrie majorante dans la croissance des cirres tentaculaires céphaliques chez les individus mâles.
 - . Des examens histologiques montrent que le territoire céphalique stolonial semble prédéterminé. D'autre part, le tissu ectodermique participe presque seul à la formation de la tête du stolon.
 - . Bien que des individus femelles puissent présenter des ovocytes en dehors de la période de reproduction, il existe un parallélisme étroit entre le développement du stolon et celui des produits génitaux.
 - . Enfin, quelques cas de parthénogénèse rudimantaire ont pu être constatés.
- Une étude expérimentale du déterminisme de la stolonisation chez Autolytus pictus a été entreprise. La résection des 12 segments antérieurs ou l'ablation totale du pharynx déterminent la formation des stolons et le développement des éléments sexuels des 2 sexes. Il est donc permis de penser que la région pharyngienne exerce une action inhibitrice de nature humorale sur la stolonisation et la sexualisation. Mais, l'ablation élective du proventricule ne donne pas de résultats positifs, contrairement à ceux obtenus par DURCHON chez Syllis vittata, Syllis amica, Trypanosyllis zebra

et Syllis prolifera. Aussi, la localisation du centre inhibiteur endocrine n'est-elle pas encore trouvée. Cependant, il est vraisemblable qu'en dehors des facteurs humoraux susceptibles d'intervenir dans le déterminisme de la stolonisation, celle-ci dépende de la désorganisation d'un gradient antéropostérieur qui apparait au cours de la croissance somatique.

- La castration aux rayons X montre que la stolonisation et la sexualisation, bien que concomitantes, ne sont pas interdépendantes. Il existe donc une dissociation somato-germinale.
- Nous avons également confirmé l'observation d'OKADA relative à l'influence des produits génitaux sur &e dimorphisme sexuel.
- Ayant constaté que l'individualisation d'un stolon et la différenciation sexuelle sont corrélatives de la taille, nous avons entrepris une série d'expériences consistant en la résection d'un certain nombre de segments postérieurs chez des individus en stolonisation naturelle ou expérimentale. Des sections très proches de la tête stoloniale en formation inhibent non seulement son évolution, mais encore déterminent sa régression totale. Les animaux doivent donc atteindre une taille suffisante pour que la stolonisation puisse se déclencher. Les potentialités céphaliques du l4ème métamère doivent être interprétées comme la conséquence d'une différenciation cellulaire s'effectuant progressivement à ce niveau, au cours de la croissance somatique. Elles sont d'autre part susceptibles de disparaître à la suite d'une diminution expérimentale de la taille.

Des examens histologiques confirment les observations morphologiques. La dérénérescence affecte les yeux, puis les cellules ectodermiques et nerveuses. En outre, nous avons constaté que les produits génitaux pouvaient régresser à après ablation d'un grand nombre de segments postérieurs. Les tissus somatique et germinal sont donc susceptibles de subir une involution.

En conséquence, cette étude de la stolonisation chez Autolytus pictus nous a permis de préciser des faits intéressants, tels que le rapport entre la taille et le déclenchement de la schizogonie, mais elle nous a également montré que quelques points importants restent obscurs, notamment le siège du facteur inhibiteur endocrine de la stolonisation. Aussi serait-il nécessaire d'entreprendre de nouvelles recherches expérimentales et histologiques.

BIBLIOGRAPHIE

- 1950 ABELOOS (M) Régénération et stolonisation épigame chez l'Annélide Syllis proliféra KROHN C.R. Acad. Sc. Paris, vol 230, pp 1899 1900

 1951 Sur la stolonisation épigame provoquée chez Syllis prolifera C.R. Soc. Biol., T. 145, 3p 1569 1571.
- I862 AGASSIZ (A) On alternate generation of Annélids and the Em bryology of Autohytus cornutus. Boston J. of Nat History, vol.7, P.392
- 1921 ALLEN (E.J.) Regeneration and reproduction in the Syllid processters

 Philos. Trans. Roy. Soc. London, B, T.2II pp.13I 177
 1927 Fragmentation in the genus Autolytus and in other Syllids

 J.Mar. Biol. Assoc. Unit. Kingdom, Vol. 14 p; 869.
- DURCHON (M) Epitoquie expérimentale chez 2 Polychètes: Perimereis culterifera (GRUBE) et Nereis irrorata (MAIMGREN) C.R.Acad. Sc.Paris, Vol.227 Pp 157 158 1949 Inhibition de l'épitoquie par le prostomium. chez les Néreidiens (Annélides Polychètes) Ibid. vol.229, pp 81-82

 1950 Naturation génitale précoce, stolonisation et polycéphalie par suppression de la région antérieure chez un Syllidien. Ibid.vol.229, pp 2236 2237 1952 Recherches expérimentales sur deux aspects de la reproduction chez les Annélides Polychètes: L'épitoquie et la stolonisation. Ann. Sc. Nat., Zool. Bio. Ani., IIème série, vol. 14, pp II9206

 1957 Rôle du proventricule dans le déterminisme de la stolonisation chez les Syllidiens (Annélides Polychètes) C.R.Acad.Sc.,Paris,t.244 pp IS83 IS86 1959 Contribution à l'étude de la stolonisation chez les Syllidiens (Annélides Polychètes): I Syllinae Bull.Biol. France et Belgique, vol. 93, pp.155-219.
- 1959 HAUENSCHILD (C) Hemmender Einfluss der Proventrikelregion auf stolonisation und Oocyten Entwicklung by dem Polychaeten Autolytus prolifer. Zeitsch. f. natur forch, vol. 145, pp.87-89.
- 1951 HERLANT-MEEWIS (Mme H) Les lois de la scissiparité chez les Aelosomatidae : Aelosoma viride. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique, t.82, pp. 231 284.

- 1928 LANGHANMER (H) Teilungs under Regenerations Vorgänge bei Procerastea Halleziana und ihre Beziehungen zu der Stolonisation von Autolytus prolifer. Wissensch. Meeresuntersuch. Helgiland, Bd I7, p.I
- 1893 MALAQUIN (A) Recherches sur les Syllidiens. Mêm Soc. Sc.Arts de Lille 4ème série, t.18, 477 pages.
- I898 MICHEL (A) Recherches sur la régénration chez les Annélides.
 Bull. Sc. France et Belgique, vol.3I, pp 245 I909. Sur des cas de céphalisation anormalement multiple chez les Syllidiens en stolonisation C.R. Acad. Sc.Paris, t.I48, p. 438.
- 1929 OKADA (Yô K) Regeneration and fragmentation in the Syllidian-Polychaetes (Studies on the Syllidae II). Arch. f. Entwickl mechan., vol. II5, pp. 542-600.- I934 Formation de têtes dans la stolonisation des Polychètes Syllidiens. Bull. Soc. Zool. France, vol.59,pp.388-405.- I937 La stolonisation et les caractères sexuels du stolon chez les Syllidiens.Polychètes (Etudes sur les Syllidiens III). Jap. J. of Zool. Tokyo,vol. 7 pp. 44I-490.
- 1913 POTTS (F.A.) Stolon formation in certains species of Trypanosyllis.

 Quart. Journ. Microsz. Sc., t.58, pp. 411-446-1913 Methods of reproduction in the Syllids Ergebn. Forts. Zool., t III, pp.1-72.
- IS90 PRUVOT (G) Sur la formation des stolons chez les Syllidiens. C.R. Acad. Sc. Paris, t.108, p. 1310-1902- Sur l'évolution des formations stoloniales chez les Syllidiens Ibid., Vol. 134 p. 433.