50376
1963
87

FACULTE DES SCIENCES DE LILLE

D I P L O M E D'E T U D E S S U P E R I E U R E S

(Sciences Naturelles)

Paul DESCAMPS

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA STOLONISATION CHEZ SYLLIS AMICA QUATREFAGES (ANNELIDE POLYCHETE)

Présenté le 28 Juin 1963

devant la commission d'examen

Jury d'examen M. DURCHON President

M. DEFRETIN)
) Examinateurs
M. SCHALLER)

- I N T R O D U C T I O N -

I/ - LA REPRODUCTION SEXUEE

Les annelides polychètes offrent les phénomènes de reproduction sexuée les plus divers et les plus variés; parmi eux les Syllidiens constituent une famille où la diversité des moyens sexuels posent les problèmes de biologie les plus dignes d'attention.

Chez les Syllidiens, la reproduction sexuée par stolonisation se rencontre dans nombre de cas et plus particulièrement chez Syllis amica (QUATREFAGES).

En première approximation, la stolonisation se définit par la formation d'un stolon, partie de l'individu asexué formé d'un ensemble de métamères où les produits génitaux se différencient.

Ce stolon est généralement pourvu d'une tête ; et c'est le cas chez Syllis amica, qui se détache à maturité de la région antérieure du corps constituant la souche asexuée.

...

...

2/ - STOLONISATION EXPERIMENTALE

Des études expérimentales relatives au déterminisme de la stolonisation ont été réalisées antérieurement, permettant la mise en évidence d'un centre inhibiteur de la sexualisation d'une part, la présence d'un rapport existant entre souche et stolon, et les facteurs agissant sur la formation de la région sexuée, d'autre part.

3/ - BUT POURSUIVI

Les expériences relatives à la stolonisation expérimentale chez Syllis amica envisagées dans ce mémoire poursuivent un double but, celui de préciser et d'affirmer, par une étude statistique, les rapports souche - stolons, et de déterminer plus précisément l'incidence de certains facteurs, externes ou internes, sur le mécanisme de la stolonisation.

- P L A N -

HISTORIQUE
RECOLTE DU MATERIEL - TECHNIQUES EXPERIMENTALES
DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE DE SYLLIS AMICA

o°o

I - ETUDE EXPERIMENTALE DU DETERMINISME DE LA STOLONISATION

1/ Rôle inhibiteur du proventricule dans les mécanismes de stolonisation

a - Position du problème
b - Expérience
c - Expérience d'ablation du proventricule

2/ Influence des facteurs externes et internes sur la stolonisation

a - Position du problème
b - Influence des facteurs externes
c - Influence des facteurs internes : la régénération.

II - ETUDE STATISTIQUE DES RAPPORTS ENTRE SOUCHE ET STOLON POTENTIALITES TOTALES DE SEXUALISATION

1/ Position du problème

2/ Etude statistique des rapports souche - stolon

3/ Nature et position des segments de stolons de IIème et IIIème ordre

Potentialités totales de sexualisation

...

o°o

- H I S T O R I Q U E -

La reproduction sexuée par stolonisation, encore appelée schizogamie chez les annélides polychètes que sont les Syllinae est découverte pour la première fois au I8ème Siècle par MULLER chez Nereis prolifera (Syllis prolifera). Cette étape décisive est suivie de travaux divers qu'il est possible de grouper en deux périodes :

- La première, qui occupe les chercheurs du siècle dernier, consiste surtout en une étude descriptive et taxonomique des annélides polychètes permettant d'affermir la connaissance de ce groupe.

Dès I848, QUATREFAGES établit les particularités morphologiques de la souche et du stolon chez les Syllinae et assimile la reproduction par stolonisation à la phase sexuée d'un cycle biologique présentant, à la manière des coelenterés, une alternance de générations sexuée et asexuée (forme polype et forme méduse).

Cette étude permet à AGASSIZ en I863 de démontrer que des genres d'Autolytinae, groupe voisin des Syllinae décrits sous le nom de Sacconereis et P lybostrichus, ne sont en fait que des stolons sexués femelle et mâle du genre Autolytus.

La fin de cette première étape est marquée par un travail de synthèse apporté par MALAQUIN en I893, où cet auteur précise les données biologiques de la stolonisation chez les Syllidiens.

...

- Une période de transition, marquée par différents travaux, occupe le début du siècle dernier, amenant des résultats partiels sur la régénération et la reproduction de certains polychètes. (MESNIL I90I - PRUVOST I902 - POTTS I9I3 - CAULLERY et MESNIL I9I9 - ALLEN I927). Au cours de cette période, MICHEL (I909) remarque déjà certains cas de "caphalisation anormalement multiple chez des Syllidiens en stolonisation".

Cependant, ce n'est qu'avec OKADA que s'ouvre la seconde période.

C'est en effet dès I929 qu'il expose des faits biologiques et expérimentaux qui seront la préoccupation des chercheurs.

Dans son ouvrage, "Regeneration and Fragmentation in the Syllidian Polychaetes", observant les phénomènes de régénération antérieure et postérieure chez les Syllinae coupés transversalement, il en perçoit déjà les incidences sur les mécanismes de stolonisation chez ces animaux.

Plus tard (I939), il observe que les caractères sexuels secondaires de la tête du stolon formée chez les Autolytinae dépend étroitement de la différenciation des produits sexuels dans les métamères postérieurs, ce qu'il attribue à une action endocrine liée à leur présence.

Il avait, sans le démontrer, soupçonné la présence d'un centre inhibiteur de la stolonisation chez les Syllidiens.

La démonstration expérimentale des mécanismes humoraux existant dans les phénomènes d'épitoquie est apportée en I948 par DURCHON qui localise le centre inhibiteur de l'épigamie au niveau du cerveau des Néréidiens.

De là à prouver l'existence d'un centre de même nature intervenant dans l'inhibition de la Schizogamie chez les Syllidiens il n'y a qu'un pas qui est franchi en I950, par ABELOOS sur Syllis prolifera KROHN, et DURCHON sur Syllis amica QUATREFAGES.

L'existence de ce centre est démontrée comme existant bien dans la région antérieure du corps de l'animal car DURCHON note "que la résection de la zone pharyngienne pratiquée chez Syllis prolifera KROHN - S. amica QUATREFAGES - Trypanosyllis zebra GRUBE, détermine toujours une sexualisation et une stolonisation précoce".

Il restait encore à préciser la localisation du centre inhibiteur de la schizogamie ; cette étape est franchie en I957 par DURCHON qui, par des ablations électives, confirme le rôle joué par le proventricule dans l'inhibition de la sexualisation chez les Syllinae.

I/ - RECOLTE DU MATERIEL

- Tous les S. amica qui nous ont servi pour nos expériences proviennent de NACQUEVILLE (près de CHERBOURG (I) -

Ces Syllidiens sont localisés dans les fentes de schistes précambriens de la Zone Intercôtidale Supérieure. Pour les récolter, il suffit de déliter les bancs de schiste.

- Dès leur arrivée au Laboratoire, les S. amica sont isolés en boîte de pétri et placés à température ambiante avant d'être opérés.

2/ - TECHNIQUES EXPERIMENTALES

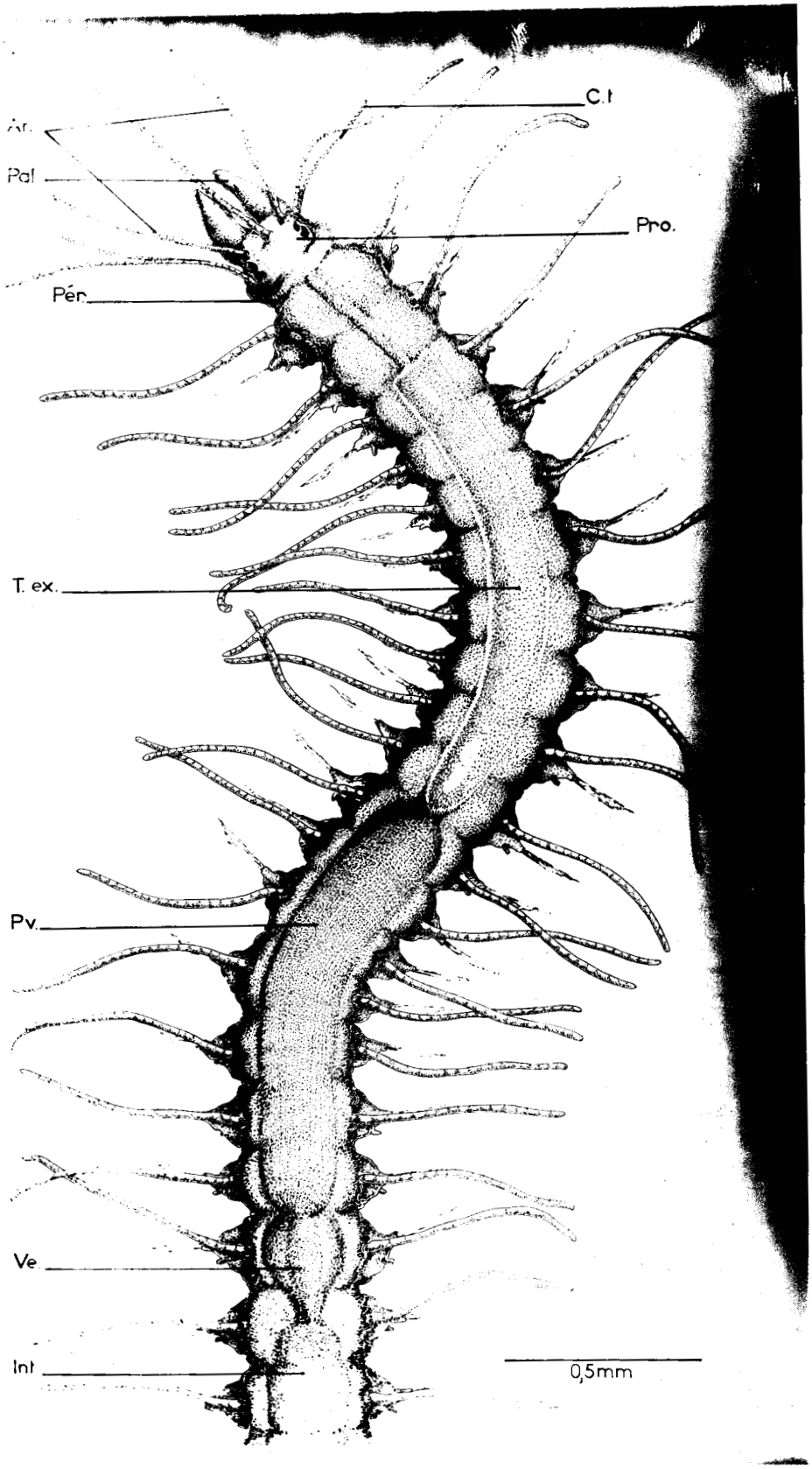
Les animaux à opérer sont anesthésiés par une solution de Chlorure de Magnésium à 77,7 °/₀₀ dans l'eau distillée, puis placés, face ventrale sur la platine d'une loupe binoculaire. L'opération pratiquée à l'aide de ciseaux Pascheff-Wolff et de pinces fines, consiste en une résection du proventricule extrait par une incision dorsale des téguments, et isolé du tractus digestif par coupure antérieure et postérieure (fig. 1)

- Fig. 1 -
Partie Antérieure de S. amica montrant l'ablation du proventricule
z.Pv. : Zone du proventricule

Les individus sont immédiatement remis en eau de mer, dans les boîtes de pétri placées en étuves à température constante et sans nourriture.

Chaque groupe d'expérience a été réalisé sur un minimum de 20 individus élevés dans les conditions déjà citées plus haut.

(I) - Nous remercions vivement M. SAUSSEY, Chef des travaux au laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de CAEN, qui a bien voulu récolter tout le matériel qui nous a servi au cours de notre étude.



- Fig. 2 -

Partie antérieure de S. amica contenant le tractus pharyngien
An : antennes - Ct : Cirres tentaculaires - Int. : Intestin
Pal : palpes - Per : péristomium - Pro : prostomium -
Pv : proventricule - T.ex. : trompe exsertile - Ve : Ventricule

DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE DE SYLLIS AMICA (QUATREFAGES)

I/ - DESCRIPTION DE L'ANIMAL ASEXUE

S. amica possède un nombre de segments très variable, pouvant aller jusqu'à 250

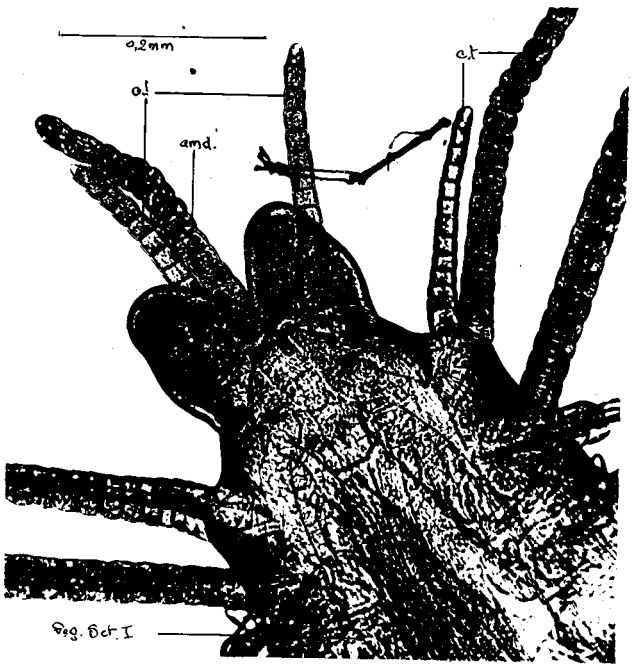
1 - Le corps de l'animal est d'un jaune orangé plus ou moins accusé, montrant à l'observation le tractus digestif par transparence comprenant, de l'avant vers l'arrière :

a) Le tractus pharyngien (Fig.2), situé dans la partie antérieure du corps, avec :

- La trompe exsertile invaginée dans sa gaine ; Ier au IOème segment
- Le proventricule : formation plus renflée du IOème au I6ème segment
- Le ventricule qui lui fait suite, précédant l'intestin proprement dit.

b) La partie postérieure : constitue l'intestin visible par transparence et légèrement comprimé par les cloisons mésodermiques intersegmentaires.

2 - La Tête de l'animal présente : (Fig.3)

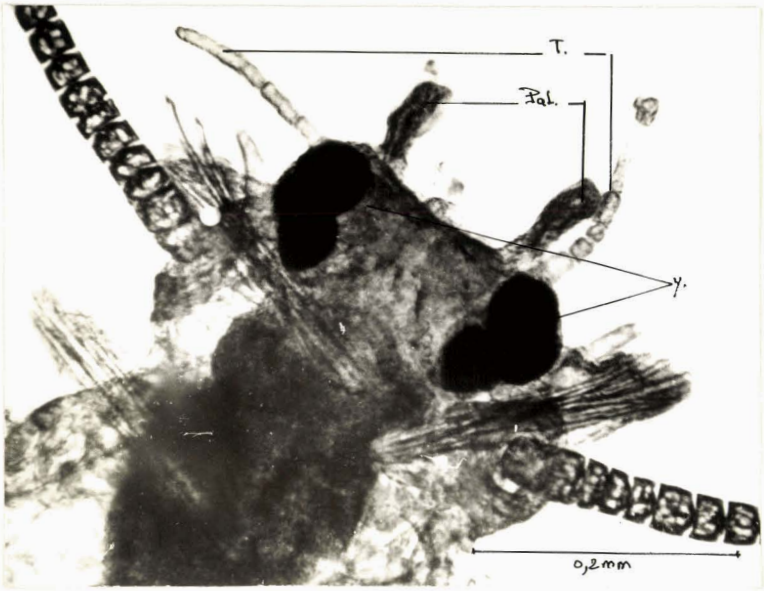


a) Le prostomium, quadrangulaire portant :
- 4 gros yeux, latéro dorsaux, disposés en trapèze
- 3 longues antennes
- 2 palpes courts et massifs insérés ventralement

b) Le péristomium : possède 2 paires de cirres tentaculaires latéraux dont les dorsaux sont environ 2 fois plus longs que les ventraux.

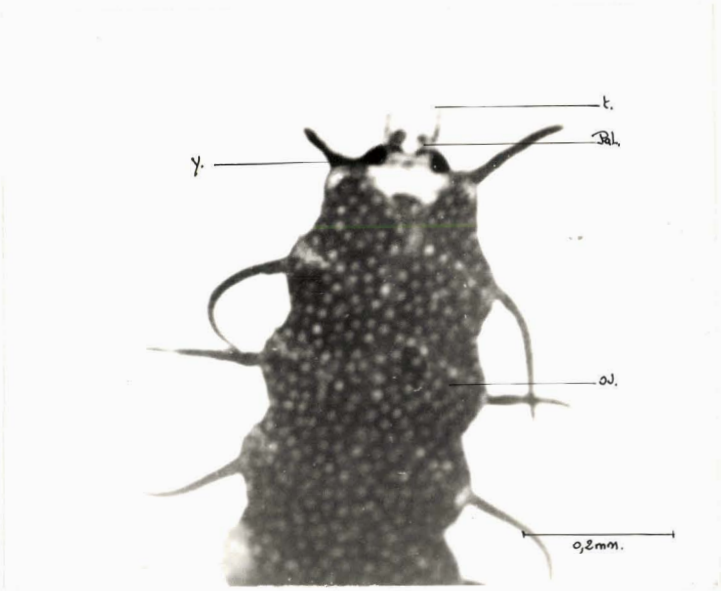
- Fig. 3 - Tête asexuée de S. amica (face dorsale).

Amd. - Al. : Antennes - c.t. : Cirres tentaculaires - Y : Yeux
S.set. I : Ier segment sétigère .



- Fig. 4 -

Tête de stolon mâle de Syllis amica
An (antennes) - Pal. : palpes -
y. : Yeux.



- Fig. 5 -

Tête de stolon femelle de S.amica
An : antennes - Ov. : ovocytes -
Pal : palpes - y. : yeux.

2/ - DESCRIPTION DU STOLON

a) - Mode de stolonisation

La stolonisation chez S. amica s'effectue suivant le mode paratomique, c'est à dire que la tête du stolon apparait et se différencie avant que le zoïde ne se sépare de la souche qui, ultérieurement, régénère les métamères postérieurs.

b) - Formation de la tête

A priori, il ne semble pas que la tête stoloniale se forme sur un segment sétigère déterminé comme c'est le cas chez les Autolytus, mais sur un segment dont la position varie en fonction de la longueur totale de l'individu considéré.

La tête du stolon (Fig. 4 - 5) n'offre aucun dimorphisme sexuel et présente, dans l'un comme dans l'autre sexe, 4 gros yeux globuleux et rouges, 2 palpes courts, et 2 tentacules plus latéraux et plus grêles insérés dorsalement.

c) - Morphologie des stolons

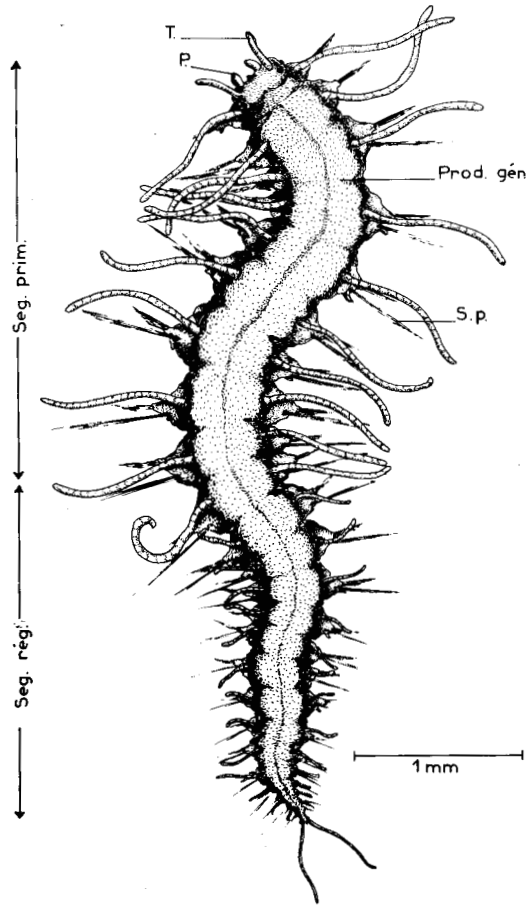
Le stolon présente des caractères morphologiques très différents de la souche et qui permettent, à coup sûr, de l'identifier.

En effet, chaque métamère semble distendu par l'accumulation des produits génitaux tandis que le tractus digestif fortement comprimé apparait comme un mince tube médian.

En même temps, apparaissent des soies pelagiques à la rame dorsale de chacun des parapodes ; leur longueur est double ou triple de celle des soies de la souche asexuée.

Bien que les stolons formés soient morpholiquement identiques pour chacun des 2 sexes, il est cependant facile de les différencier car la nature des produits génitaux est décelable par transparence .

Le stolon mâle montre une couleur uniforme d'un blanc laiteux. (Fig. 6)

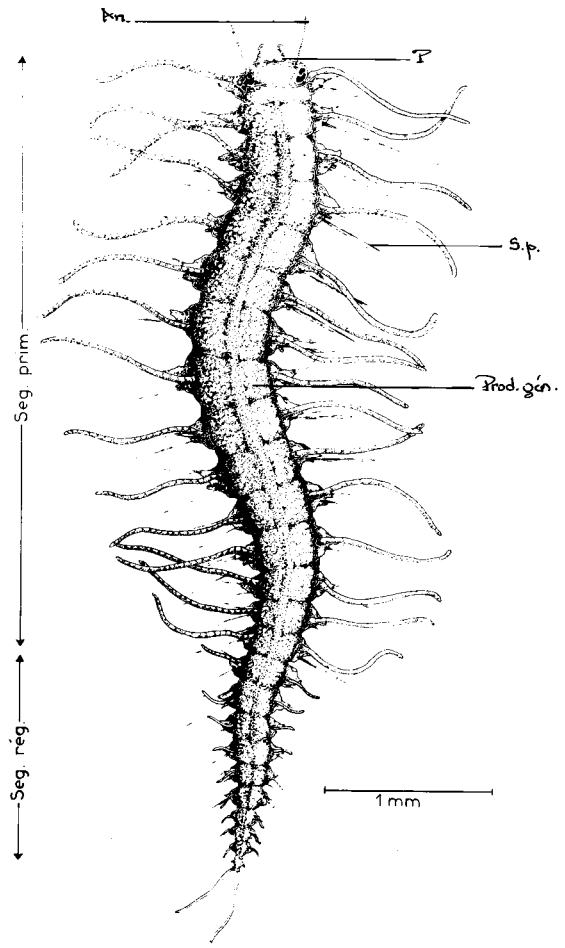


- Fig 6 -

Schéma général du stolon mâle

P. : palpes - Prod. Gen. : Produits Génitaux mâles - S.p. : soies pélagiques - Seg.prim. : segments primitifs - Seg.rég. : segments régénérés - T. : tentacules.

Le stolon femelle présente des ovocytes formant des masses granuleuses et de couleur verdâtre (Fig. 7).



- Fig. 7 -

Schéma général d'un stolon femelle

P. : palpes - Prod.gén. : produits génitaux femelles (ovocytes) - S.p. : soies pélagiques - Seg.prim. : Segments primitifs - Seg.rég. : segments régénérés T. : tentacules.

ETUDE EXPERIMENTALE DU DETERMINISME DE LA STOLONISATION

I/ - ROLE INHIBITEUR DU PROVENTRICULE DANS LES MECANISMES DE STOLONISATION

a) - Position du problème

La présence d'un centre inhibiteur de la stolonisation chez les Syllinae, entrevue par OKADA (I939) est confirmée chez S.amica par DURCHON (I950 - I957) par des expériences réalisées en plusieurs étapes.

1 - Ablation totale de l'ensemble du tratus pharyngien

2 - Ablation de la trompe

3 - Ablation du proventricule

4 - Ablation du ventricule

Les résultats obtenus montrent un pourcentage de stolonisation significatif pour les séries 1 - 3 . D'autre part, les pourcentages obtenus sont comparables.

Il en conclut que "le proventricule agit électivement sur la sexualisation et la stolonisation qu'il inhibe.

b) - Ablation totale de la région antérieure

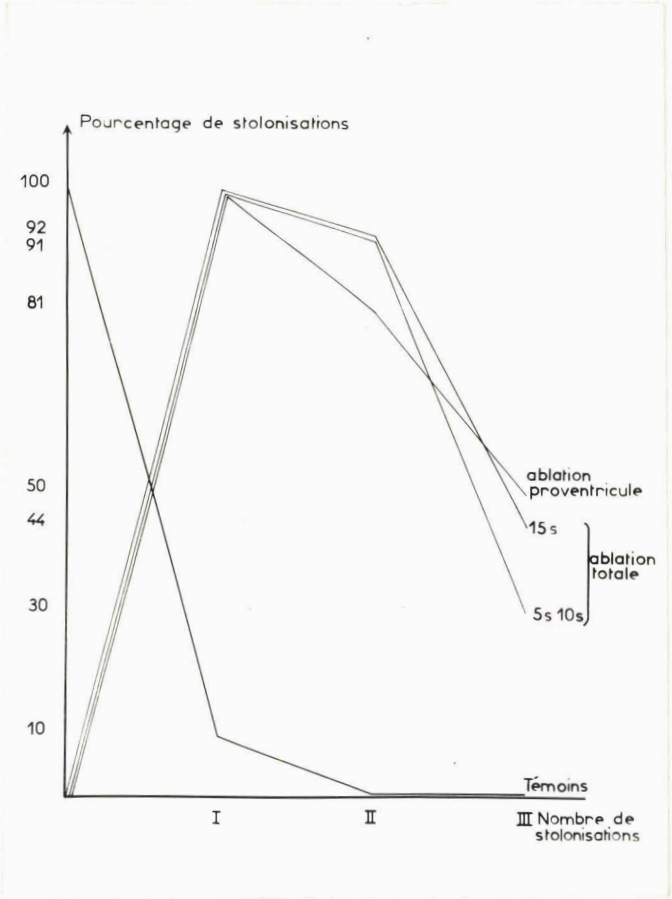
1 - Techniques opératoires

Chaque animal étant anesthésié dans une solution de Chlorure de Magnésium à 77,7 °/oc dans l'eau distillée est placé sur la platine d'une loupe binoculaire.

A l'aide d'un microscalpel, il est sectionné transversalement au niveau d'un dissépiment préalablement choisi.

...

- Graphique 1 -



- TABLEAU I -

	% d'individus ayant subi 0.I.2.3.stolon.			
	0	I	2	3
TEMOINS	90	I0	0	0
Section 5 segments après le proventricule	0	I00	9I	30
Section I0 segments après le proventricule	0	I00	9I	30
Section I5 segments après le proventricule	0	I00	92	44
Ablation du proventricule	0	I00	8I	50

Chacun des tronçons obtenus est isolé dans une boîte de pétri contenant de l'eau de mer placée à l'étuve à 20°C dans des conditions de jeûne absolu.

Une série d'animaux témoins, n'ayant subi aucune intervention est placée dans les mêmes conditions expérimentales.

L'eau de mer est remplacée 2 fois par semaine, lors de l'examen de chaque individu à la loupe binoculaire

3 séries opératoires sont réalisées à des niveaux de section différents.

- 5 segments après le proventricule
- I0 " "
- I5 " "

Une série d'individus ayant subi l ablation du proventricule d'autre part (voir techniques expérimentales) est placée dans les mêmes conditions d'élevage. (température : 20°C - jeûne).

2 - Résultats (TABLEAU I - Fig. 8)

Les résultats obtenus par ces diverses expériences sont exprimés en % d'individus ayant subi 0.I.2.3. stolonisations.

On constate que les pourcentages obtenus eour toutes les séries expérimentales sont comparables

Tous les individus opérés présentent 1 stolonisation. Environ 90 % présentent 2 stolonisations (l'écart étant dû à la mort d'animaux survenue en cours d'élevage); 40 % en moyenne sont capables de stoloniser une 3ème fois.

Ches les témoins, on obtient au plus une stolonisation dans I0 % des cas.

3 - Discussion

L'ablation de la partie antérieure du corps de l'animal déclenche et perpétue un état de sexualisation permanent chez les individus ayant subi cette intervention ; et ceci quel que soit le niveau de la section transversale pratiquée (5 s - I0 s - I5 s) après le proventricule.

On peut donc conclure que le centre inhibiteur de la stolonisation se trouve situé antérieurement à la section.

L'ablation du proventricule provoque le même état chez les individus opérés et maintenus dans les mêmes conditions ; il est donc logique de penser qu'il est responsable de l'inhibition des phénomènes sexuels.

Remarquons cependant que l'ablation du proventricule entrainant une lésion des connections vasculaires à ce niveau, il est possible d'objecter que le centre peut être momentanément isolé du corps de l'animal s'il est,comme c'est le cas chez les Néréidiens, situé antérieurement, ce qui permettrait le déclenchement des phénomènes sexuels.

Cette hypothèse se détruit d'elle-même pour 2 raisons qui nous semblent majeures :

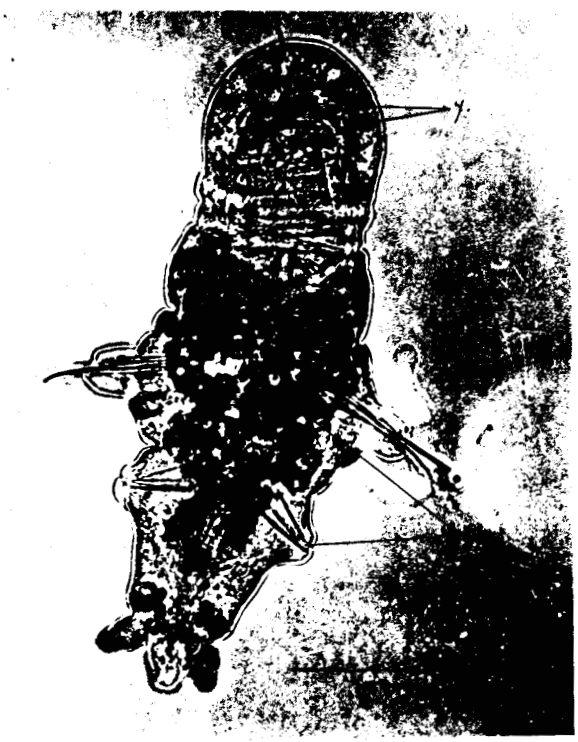
- Les phénomènes de sexualisation n'apparaissent qu'après cicatrisation complète du champ opératoire. Il est donc probable (une étude histologique l'eût montré) que les connections vasculaires sont à ce moment rétablies.

- Dans l'hypothèse où les phénomènes sexuels seraient déjà amorcés de manière irréversible, pour la Ière stolonisation, l'action du centre inhibiteur se manifesterait immanquablement au cours des stolonisations suivantes, ce qui n'est pas le cas.

4 - Preuve de la maturation génitale

Dans les expériences antérieures, aucune preuve n'avait été apportée quant à la fertilité des produits sexuels obtenus expérimentalement .

Nous avons pu nous assurer qu'ovules et spermatozoïdes étaient normaux :



En effet, des fécondations ont pu être obtenues plusieurs fois à partir de stolons expérimentaux. Des oeufs, sont issues des larves trochophores dont le développement larvaire a pu être suivi pendant 3 semaines. (Fig.9)

La sexualisation expérimentale est donc physiologiquement comparable à la maturation naturelle.

- Fig. 9 -
Larve de S.amica (face dorsale) obtenue après 3 semaines.
Pyg. : Pygidium - S.set. : segments sétigères - y. : yeux.

5 - Conclusion

L'ablation du proventricule, comme la résection totale de la partie antérieure contenant tout le tractus pharyngien produit un état de maturation génitale et de stolonisation permanente.

La confrontation des résultats obtenus permet donc d'envisager comme probable le rôle du proventricule en tant que centre inhibiteur.

Les produits sexuels obtenus expérimentalement sont fertiles.

Ces expériences nous permettent de confirmer les résultats obtenus par DURCHON en I959.

2/ - INFLUENCE DES FACTEURS EXTERNES ET INTERNES SUR LA STOLONISATION

a - Position du problème

Les expériences réalisées chez les Syllinae ont permis de mettre en évidence que "la sexualisation des Syllinae est sous la dépendancee de plusieurs facteurs", ces facteurs agissant de manière spécifique

DURCHON (I957) montre que ces facteurs sont :

- le jeûne
2 - la température
3 - la régénération

Examinons l'influence de ces différents facteurs sur les phénomènes sexuels présentés par S. amica.

b - Influence des facteurs externes

1 - Le Jeûne

+ Technique d'élevage

Les animaux sont placés dans des boîtes de pétri et privés de toute nourriture pendant toute la durée de l'expérience.

L'élevage est réalisé sur deux séries d'animaux
a) témoins
b) après ablation du proventricule

+ Résultats

Les S.amica de la série (a) peuvent, naturellement, présenter une stolonisation.

Les individus de la série (b) présentent dans IOO % des cas une stolonisation.

+ Conclusion

Chez l'espèce envisagée, le jeûne prolongé n'influence pas le phénomène de stolonisation, naturelle ou expérimentale..

2 - La Température

+ Technique d'élevage

Les individus,isolés et placés dans les conditions de stolonisation expérimentale (ablation du proventricule) sont élevés à température constante et soumis au jeûne complet.

Les expériences sont réalisées sur des séries s"individus placés à IO°C - I5°C - 20°C.

+ Résultats (TABLEAU II -)

Les résultats obtenus montrent que la vitesse de stolonisation est d'autant plus rapide que la température d'élevage est plus forte (I5°C - 20°C Colonne 2)

..

- TABLEAU II -

Série	Température	1 % des stolonisations	2 durée de stolonisation (en jours)
I	10°C	0	Néant
	15°C	100	46 ± 6
II	15°C	100	42 ± 6
III	20°C	100	37 ± 6
IV	20°C	10	96 ± 10

D'autre part, à 10°C nous n'avons observé aucune stolonisation pendant les quatre mois qu'a duré l'élevage ; certains individus (5%) ont commencé une différenciation germinale trop faible (série I) pour que la nature mâle ou femelle des produits génitaux puisse être distinguée ; cette différenciation n'a jamais été suivie de la formation de stolon.

Les individus témoins élevés à 20°C pendant l'hiver n'ont stolonisé que dans la proportion de 10 % en 3 mois environ (série IV)

+ Discussion

Pour interpréter les résultats obtenus, il suffit de comparer les séries I et II d'une part et la série III d'autre part.

L'élévation de la température a pour effet d'activer la multiplication des gonocytes et corrélativement la stolonisation.

En effet, il ne faut pas oublier que S.amica est un poïkilotherme, et qu'à ce titre sa température interne est soumise aux fluctuations thermiques ambiantes ; de ce fait, il parait vraisemblable que la vitesse des réactions métaboliques se trouve conditionnée, dans les limites biologiques, par la loi de VANT'HOFF.

D'autre part, les individus placés à 10°C montrent un bloquage de la stolonisation, alors qu'à 15°C elle est réalisée pour 100 % des individus.

Il semble que nous soyons là au voisinage du seuil thermique bloquant sexualisation et stolonisation.

En effet, S. amica est une espèce atlantique ; elle subit des températures hivernales basses

...

inférieures à IO°C, et des températures estivales peu élevées, de l'ordre de 20 - 25°C.

Il parait donc logique que le seuil thermique agissant sur la différenciation des produits sexuels et la stolonisation soit assez bas pour cette espèce.

+ Conclusion

La température agissant sur les phénomènes métaboliques de ce poïkilotherme qu'est S.amica :

1 - inhibe la différenciation germinale et la stolonisation pour un seuil thermique voisin de IO°C

2 - agit directement sur la vitesse des phénomènes sexuels de la schizogamie.

c) - Influence des facteurs internes

1 - Position du problème

L'influence de la régénération sur les phénomènes de stolonisation expérimentale est déjà observée par ABELOOS (I950) et confirmée par DURCHON (I959) qui écrit "La régénération et la stolonisation constituent chez les Syllinae deux phénomènes antagonistes - chez les espèces à stolonisation paratomique simple la régénération postérieure est inhibée par la maturation génitale".

2 - Techniques

Pour observer cet antagonisme, des animaux sont placés dans les conditions de stolonisation induite par ablation proventriculaire

On coupe ensuite transversalement à des niveaux différents :

- 5 segments
- IO segments
- I5 segments

} après le proventricule

Une autre série d'individus est coupée au milieu du corps.

3 - Résultats

Les faits observés en élevage montrent que :

- Au cours de la stolonisation d'un individu placé dans les conditions expérimentales citées plus haut, l'isolement du stolon de la souche est suivi de la formation d'un pygidium à partir duquel se différencient, de l'arrière vers l'avant, un nombre variable de métamères néoformés ; cette régénération s'arrête dès l'apparition des produits sexuels

- Chez les individus coupés transversalement, au niveau d'un septum, on voit apparaître un bourgeon pygidial qui différencie de la même manière un certain nombre de segments. Cette régénération s'arrête dès le début de la maturation seeuelle.

- En cours d'élevage, il arrive accidentellement que pendant la maturation sexuelle l'animal soit sectionné postérieurement. Dans ce cas, la cicatrisation qui suit est le seul phénomène observé ; la régénération de métamères postérieurs ne se fait pas.

4 - Conclusion

Ces différents faits confirment l'antagonisme entre la régénération et la maturation sexuelle. Cette dernière, inhibant la régénération de segments postérieurs, chez S.amica.

N.B. - Les rapports et le rôle de la régénération seront examinés sous certains de leurs aspects au cours de la stolonisation (cf. nature et position des segments des stolons de IIème et 3ème ordre - p. 36 à 43).

ETUDE STATISTIQUE DES RAPPORTS ENTRE SOUCHE ET STOLON

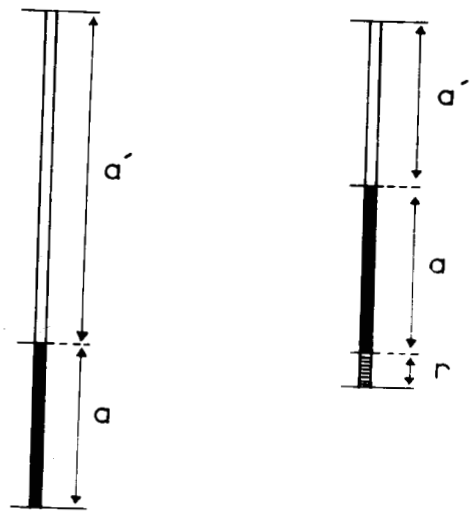
POTENTIALITES TOTALES DE SEXUALISATION

I/ - POSITION DU PROBLEME

En 1952, puis 1957, DURCHON envisageant les rapports souche - stolon au cours de la stolonisation chez les Syllinae constate que le rapport du stolon au nombre total de métamères (souche + stolon) possède une valeur relativement constante.

D'autre part, la nature des segments (primitifs ou régénérés) se manifeste chez les espèces à stolonisation paratomique simple par des variations de potentialités sexuelles.

Dans le but de confirmer ou d'infirmer ces rapports d'une part, et de préciser les limites dans lesquelles la nature des segments intervient dans les phénomènes de stolonisation expérimentale d'autre part, nous avons envisagé plusieurs expériences de stolonisation induite chez S. amica.



- Fig. IO -

Nomenclature utilisée dans l'étude des rapports souche - stolon

a = Nombre de segments primitifs constituant le stolon

a'= Nombre de segments constituant la souche asexuée

r = Nombre de segments régénérés après chaque stolonisation.

2/ - ETUDE STATISTIQUE DES RAPPORTS SOUCHE - STOLON

1 - Techniques

Les individus sont maintenus dans les conditions d'élevage précédemment citées (Température 20°C - Jeûne absolu) et placés en stolonisation induite par :

- 1 - résection complète de la partie antérieure contenant le tractus pharyngien
- 2 - ablation élective du proventricule.

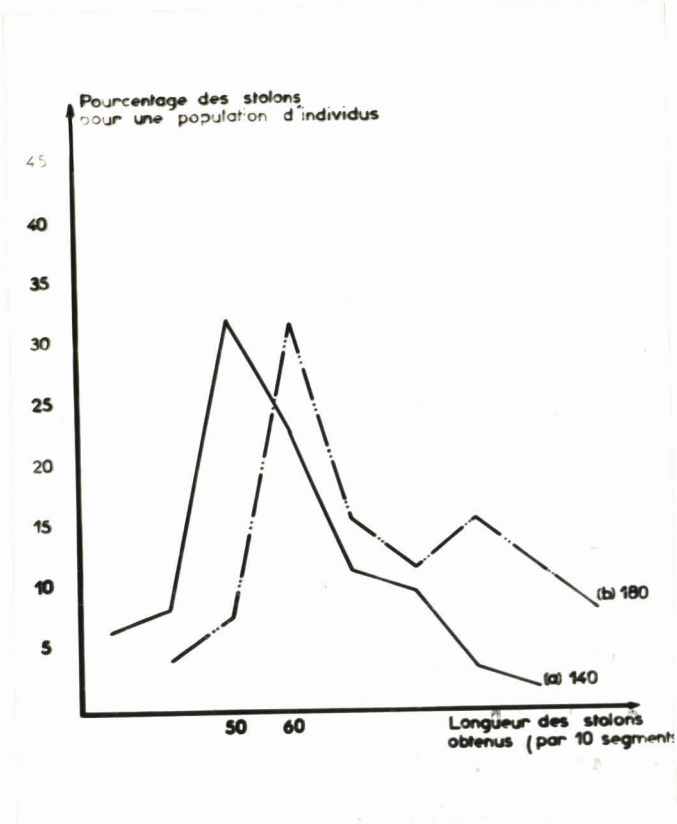
Les rapports envisagés pour chaque animal et pour chaque stolonisation sont : (Fig. IO)

a) - $\frac{a + r}{a+a'+r} = \frac{s}{LT}$ soit le rapport du nombre de segments du stolon au nombre de métamères composant l'individu.

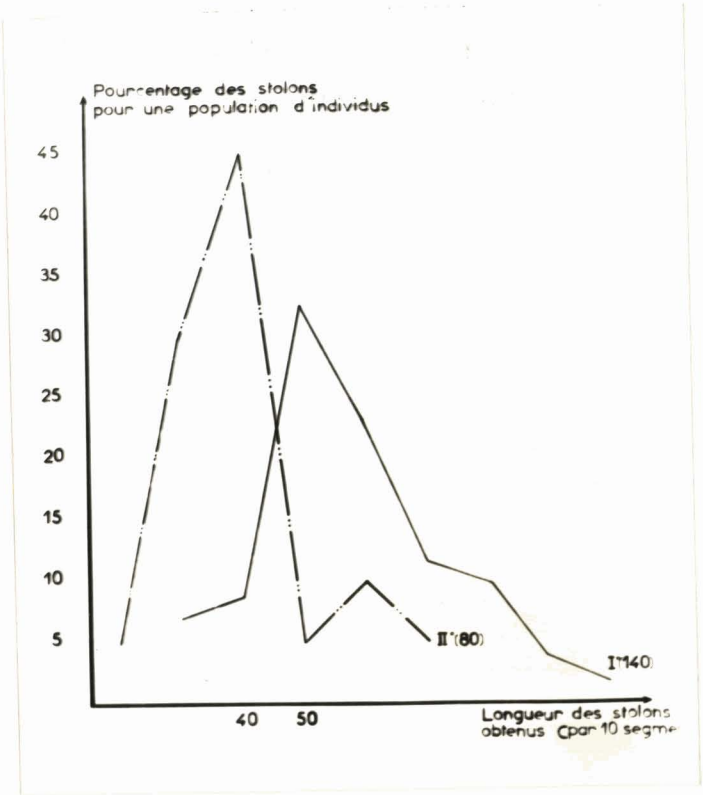
Lors de la Ière stolonisation r est nul.

b) - $\frac{a'}{a+r} = \frac{S}{s}$ = Le rapport du nombre de segments asexués (souche) au nombre de métamères sexués (stolon).

- Graphique II -



- Graphique III -



2 - Résultats

Les résultats obtenus sont groupés dans le tableau III et exprimés par les Graphiques II et III.

a) Mise en évidence de l'existence et des variations des rapports souche - stolon

+ Dans un premier temps, nous avons cherché à établir la présence d'un rapport existant entre le stolon et la longueur totale de l'individu au cours de la stolonisation de premier ordre, c'est ce qu'exprime le Graphique II.

  Deux populations d'individus de S.amica sont envisagées ; l'une (courbe a) possède un nombre moyen de métamères de I40, l'autre (courbe b) un nombre moyen de I80 segments.

  Chacune des courbes obtenues montre une valeur maximale du pourcentage de stolons formés pour une population en fonction de la longueur de stolon ; valeur qui est plus forte pour les individus les plus longs.

  Si l'on établie d'autre part le rapport entre cette valeur maximale et la longueur moyenne des individus on trouve :

  a = 0,35
  b = 0,33

+ La Comparaison entre la longueur des stolons obtenus pour une même population d'individus au cours des stolonisations de premier ordre et de deuxième ordre, montre (Graphique III) d'autre part que ce même rapport $\frac{s}{LT}$ varie avec l'ordre de la stolonisation envisagée :

  Ière stolonisation = 0,35
  2ème stolonisation = 0,50

- TABLEAU III -

TYPE D'OPERATION		stolonisa-tions.	$\frac{s}{LT}$	$\frac{S}{s}$	Longueur des stolons.
Ablation élective du proventricule		I	0,35 ± 0,I0	I,88 ± 0,8I	52 ± I7
		II	0,53 ± 0,II	I,33 ± 0,77	53 ± 5
		III			
Résection totale du tractus pharyngien	5 segments après le proventricule	I	0,39 ± 0,09	I,78 ± 0,79	49 ± I5
		II	0,50 ± 0,20	I,47 ± 0,79	38 ± I3
		III	0,59 ± 0,I3	0,92 ± 0,59	38 ± 7
	I0 Segments après le proventricule	I	0,42 ± 0,I0	I,50 ± 0,68	55 ± I3
		II	0,62 ± 0,I5	0,80 ± 0,40	40 ± 25
		III			
	I5 Segments après le proventricule	I	0,4I + 0,05	I,6I + 0,77	50 + II
		II	0,72 ± 0,I7	0,60 ± 0,50	60 ± 20
		III			

b) - Etude statistique des rapports existant entre souche et stolon

Les résultats obtenus ont été énoncés dans le TABLEAU III, sous forme de moyennes avec leurs écarts - types.

Leur examen permet de confirmer les résultats envisagés précédemment, concernant :

1 - Le rapport entre la longueur de stolon et la longueur totale de l'individu qui semble avoir une valeur constante de l'ordre de 0,33 pour la 1ère stolonisation.

2 - L'augmentation de ce rapport avec l'ordre de la stolonisation envisagée (pour les stolonisations de Ier et de IIème ordre).

Remarquons que l'étude de la 3ème stolonisation semble plus complexe et il nous faut ici distinguer 2 cas :

-- Celui des individus ayant subi la résection totale des segments antérieurs contenant le tractus pharyngien, qui montrent soit la formation d'un stolon de 3ème ordre, qui se détache normalement de la souche asexuée, laquelle meurt sans jamais présenter de nouvelle stolonisation ; soit la sexualisation complète de la souche formée au cours de la 2ème stolonisation, sans formation de nouvelle tête (dans ce cas, et dans les conditions expérimentales précédemment définies le nombre moyen des métamères ne dépasse pas 40 en moyenne, et l'on assiste seulement à l'hypertrophie des yeux de la tête de la souche).

-- Le cas des individus ayant subi l'ablation élective du proventricule semble différent car les produits génitaux n'apparaissent jamais au niveau des segments contenant le tractus pharyngien (Ce cas sera examiné plus en détail ultérieurement - § 3)

D'autre part (et ces résultats confirment les précédents dont ils sont indissociables) on observe :

- Une valeur relativement constante du rapport entre le nombre de métamères de la souche et le nombre de métamères du stolon, pour une stolonisation donnée :

  Ière stolonisation = I,70
  2ème stolonisation = I,40

- L'abaissement de ce rapport, avec l'ordre de la stolonisation (I - II). Et, lors de la 3ème stolonisation, lorsqu'elle se produit, la sexualisation se faisant dans tous les métamères, le rapport envisagé tend vers I .

3 - Discussion

Les résultats obtenus pour S.amica montrent, en ce qui concerne la stolonisation expérimentale de ce Syllidien, qu'il s'établit, pour chaque stolonisation, un rapport entre la partie sexuée et l'individu pris dans son ensemble d'une part, et entre le stolon et la souche d'autre part.

Ce fait, déjà signalé par ABELOOS (I95I) chez S.prolifera, puis par DURCHON en ce qui concerne S.amica (I959) fait écrire à cet auteur que "ces valeurs, spécifiques, semblent être l'expression d'un gradient antéro-postérieur de sexualisation qui détermine, à chaque stolonisation, un équilibre plus ou moins constant entre les parties sexuées et asexuées.

Il semble donc, et les expériences citées précédemment le montrent, que l'on puisse affirmer l'existence de ce gradient de sexualisation chez S.amica. Cependant, le fait que le nombre de segments primitifs sexualisés augmente progressivement par rapport au nombre de segments totaux de l'individu, nous a amené à étudier la stolonisation en fonction de la nature et de la position des segments en cours de maturation génitale, afin de mettre en évidence les potentialités totales de sexualisation dans ces segments.

3/ - NATURE ET POSITION DES SEGMENTS DES STOLONS DE IIème et IIIème ORDRE - POTENTIALITES TOTALES DE SEXUALISATION

1 - Techniques

Les individus sont placés en stolonisation induite et élevés isolément dans les mêmes conditions que précédemment ; deux séries d'expérience sont réalisées :

Ière Série : Ablation proventriculaire

2ème Série : Après ablation du proventricule les animaux sont sectionnés transversalement selon les méthodes exposées au début de ce mémoire:

5 segments
IO segments
I5 segments
} après la région proventriculaire

Pour chaque individu et pour chaque type d'opération pratiqué dans la 2ème série, nous avons calculé (cf.Fig.IO)

a) - $\frac{a + r}{a+a'+r} = \frac{s}{LT}$ (voir plus haut)

b) - $\frac{r}{a+a'+r} = \frac{r}{LT}$ le rapport du nombre de segments régénérés au nombre de métamères de L'individu.

c) - $\frac{r}{a+r} = \frac{r}{s}$ rapport du nombre de segments régénérés au nombre de segments sexués.

d) = Le nombre de segments n'ayant jamais sexualisé

c) = Le nombre de segments régénérés.

Ces résultats sont groupés dans le TABLEAU IV et exprimés sous forme de moyennes avec leurs écarts types.

- TABLEAU IV -

SEXUALISATION	Nb segments non sexualisés	Nb Segts régénérés	$\frac{s}{LT}$	$\frac{r}{LT}$	$\frac{r}{s}$
a) Sans modification morphologique	24 ± 4	8 ± 2	0,25 ± 0,05	0,25 ± 0,05	1
Avec modifications morphologiques : b) Sans tête le stolon	24 ± 4	9 ± 2.	0,47 ± 0,03	0,30 ± 0,0I	0,64 ± 0,04
c) Avec tête de stolon	24 ± 4	II ± 2	0,49 ± 0,07	0,25 ± 0,04	0,52 ± 0,I0

2 - Résultats

Les stolonisations expérimentales obtenues chez des S.amica ayant subi l'ablation du proventricule montrent, chez les individus qui présentent trois stolonisations successives, un raccourcissement progressif de la souche.

L'établissement du pourcentage des métamères sexualisés au cours des stolonisations successives par rapport au nombre de métamères primitifs de l'animal nous donne environ 80 % (83 %).

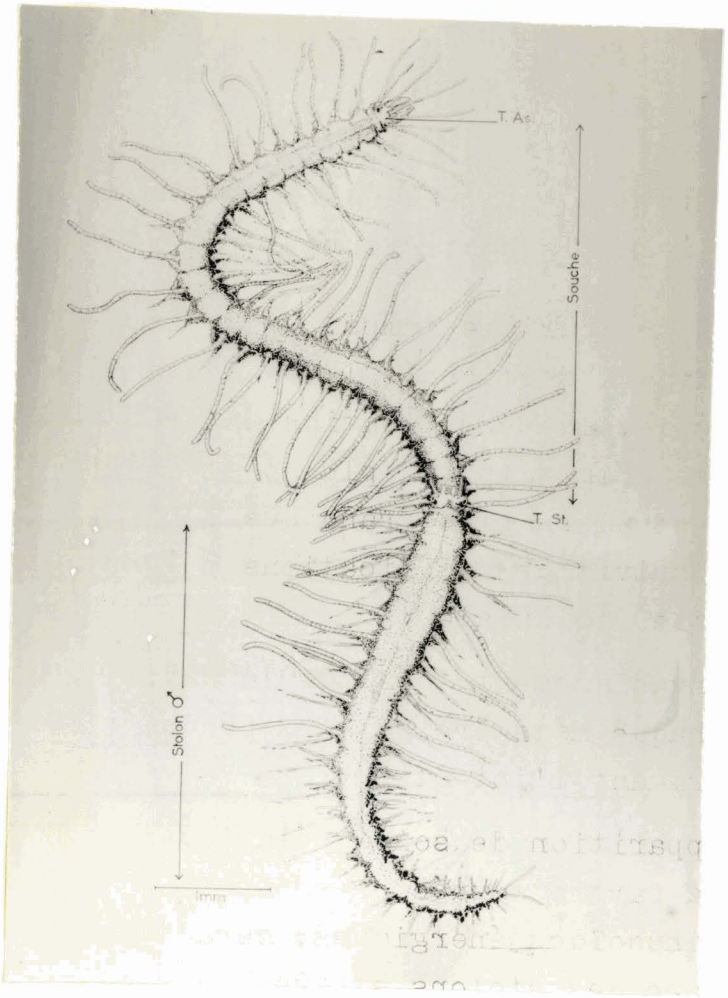
D'autre part, on n'observe jamais, chez cette espèce, la sexualisation des segments les plus antérieurs contenant le tractus pharyngien.

Ces résultats peuvent être comparés à ceux de la seconde série opératoire où l'on observe que :

- Quelle que soit la longueur de la partie antérieure sectionnée, la sexualisation s'arrête en moyenne à 24 segments en arrière de la tête asexuée. (TABLEAU IV).

  Si l'on considère que la partie postérieure du proventricule est située au niveau moyen du 16ème métamère, on constate que les produits génitaux n'apparaissent jamais au delà du 20ème segment.

- La sexualisation des métamères commence postérieurement et s'opère en plusieurs temps :



- Fig. II -

Stolonisation d'une partie antérieure d'individu coupée transversalement I5 segments après le proventricule. (La tête du stolon est différenciée mais ne se détache jamais).
T.As = Tête asexuée - T.St = Tête de stolon.

a - On observe d'abord une sexualisation faible qui se manifeste par l'apparition de gonocytes et l'hypertrophie des néphridies segmentaires observées par transparence. Ces phénomènes se localisent au niveau des métamères régénérés (90 % des cas observés chez les individus sectionnés 5 segments après le proventricule.
La sexualisation s'arrête là et les individus observés pendant 2 mois n'ont jamais présenté d'autres modifications morphologiques, au niveau des segments postérieurs sexualisés.

b - Dans un deuxième temps, c'est le cas de certains individus sectionnés IO segments après le proventricule, la sexualisation apparait dans les métamères primitifs les plus postérieurs (le rapport $\frac{s}{LT}$ est alors plus grand que le rapport $\frac{r}{LT}$) et elle est suivie de modifications morphologiques de la partie stoloniale :

- envahissement total de la cavité générale de chaque métamère par les produits sexuels comprimant l'intestin
- apparition de soies pélagiques
  La partie sexuée présente alors des mouvements sinusoïdes énergiques, caractéristiques de la nage des stolons et dûs à des modifications de la musculature. Cependant, nous n'avons, dans ce cas, jamais observé de différenciation morphologique d'une tête de stolon.

c - Enfin, c'est le cas de la majeure partie des individus sectionnés I5 segments après le proventricule, la sexualisation est suivie d'une céphalisation complète du premier segment du stolon (Fig

La tête observée est parfois incomplète (formation d'une moitié latérale de tête avec yeux et antennes dans deux cas). Cependant, le stolon ainsi formé, après les 2 mois qu'ont duré l'évolution des phénomènes sexuels, ne s'est jamais détaché.

3 - Discussion

Il s'établit, dans le cadre des expériences précédemment citées, un gradient de sexualisation antéro - postérieur qui se manifeste par l'équilibre apparaissant entre les parties sexuées et asexuées d'un même individu ; de cet équilibre semblent résulter les modifications morphologiques accompagnant les processus de sexualisation.

Ces modifications sont : complètes lorsque le rapport $\frac{S}{LT}$ prend une valeur voisine de 0,50. Lorsque les stolons ne différencient pas de tête, le rapport décroît (0,45) et l'on aboutit expérimentalement : "à des cas de reproduction directe, avec épitoquie, chez une espèce qui, naturellement, se reproduit toujours par stolonisation", comme chez les Néréidiens (DURCHON 1959).

Cependant, il n'est pas possible d'exclure, à priori, l'hypothèse de modifications plus profondes au niveau des métamères les plus antérieurement sexualisés (une étude histologique précise de cette région sera nécessaire).

Enfin, lorsque le rapport $\frac{S}{LT}$ est voisin de 0,25, la stolonisation s'arrête à la formation des produits génitaux et seules les potentialités sexuelles des segments régénérés se manifestent ($\frac{r}{s} = 1$) vérifiant ainsi le fait que la sexualisation débute toujours dans les métamères postérieurs et que les segments les plus jeunes présentent les plus grandes potentialités sexuelles.

D'autre part, les expériences de stolonisations expérimentales nous permettent de fixer les limites du rapport constant entre souche et stolon au voisinage de 0,50 ; et ceci pour deux raisons :

a) - La partie antérieure contenant le tractus pharyngien a des potentialités sexuelles nulles et les 20 premiers segments au minimum ne présentent jamais de sexualisation donc : cette partie représente donc la souche asexuée minimale pouvant être obtenue pour un individu donné. Elle est incapable de différencier des gonocytes. Par contre, tous les autres segments sont susceptibles de sexualiser.

b) - La souche asexuée étant fixée à la valeur minimale que nous venons de définir, les modifications morphologiques inhérantes à la stolonisation sont dans l'ordre :

- la formation des gonocytes et l'hypertrophie néphridienne
- les modifications morphologiques métamériques
- la différenciation d'une tête et l'apparition de soies pélagiques lorsque le rapport $\frac{S}{LT}$ croît de 0,25 à 0,50.

4 - Conclusion

L'étude statistique des rapports souche-stolon chez S. amica, au cours des stolonisations successives déclenchées expérimentalement, nous a permis de contrôler les résultats suivants :

a) - Pour chaque individu et pour chaque stolonisation il s'établit un rapport relativement constant entre la partie sexuée et asexuée dont l'abaissement se traduit par la disparition progressive des processus morphologiques accompagnant la sexualisation.

b) - Il existe chez S. amica un gradient antéro - postérieur de sexualisation et :

- les segments postérieurs, c'est à dire les plus jeunes, possèdent les plus grandes potentialités de sexualisation

- les segments primitifs possèdent des potentialités de sexualisation organisées suivant ce gradient qui s'annulent au niveau des métamères contenant le tractus pharyngien.

FORMATION DU STOLON - DISSOCIATION SOMATO GERMINALE

I/ - POSITION DU PROBLEME

Le mécanisme de la schizogamie est un phénomène complexe comportant,naturellement et dans l'ordre :

- l'apparition des produits génitaux
- la modification profonde de la musculature due a des phénomènes d'histolyse et d'histogénèse et l'hypertrophie des organes néphridiens.
- l'apparition d'une tête
- enfin, l'apparition de faisceaux dorsaux de soies pélagiques, sur chaque parapode.

Parmi ces différents phénomènes, l'apparition d'une tête de stolon est spécifique des Syllinae, mais le déterminisme de ce mécanisme est encore loin d'être élucidé.

La théorie la plus ancienne est celle de PRUVOST (I890) qui pense que : "Le bourgeonnement de la tête est dû à un réflexe constricteur produit par l'accumulation des produits génitaux". Divers auteurs se sont employés à contester cette éventualité. MALAQUIN, déjà en I893, constate que les derniers segments de la souche peuvent présenter des produits sexuels, en avant de la tête du stolon, et que, dans ce cas, la théorie de M. PRUVOST est en défaut.

D'autres auteurs, parmi lesquels MICHEL (I909), OKADA (I934), DURCHON (I952 - I959), observant des cas de formation multiple de têtes de stolon encore appelée polycéphalie, constatent que ce phénomène ne peut cadrer avec la théorie de PRUVOST.

...

En 1959, DURCHON, confrontant les expériences de castration expérimentale chez Trypanosyllis zebra et Syllis vittata et les cas de polycéphalie observés dans l'élevage, admet que les différenciations somatiques au cours de la stolonisation sont dues :

"1° - à un arrêt de sécrétion du principe inhibiteur qui permet la différenciation musculaire et l'hypertrophie des organes néphridiens dans les segments postérieurs.

2° - à l'apparition d'un facteur humoral, d'origine génitale, qui stimule la formation de la tête et des soies natatoires".

Nous avons essayé d'interpréter les observations qui vont suivre afin de définir ou d'approcher les facteurs déterminants dans les processus de stolonisation pour les intégrer, dans la mesure du possible, avec les théories actuelles .

II/ - DETERMINISME DES DIFFERENTES PHASES DE LA STOLONISATION

Il faut d'abord distinguer les différentes manifestations acoompagnant la stolonisation chez S.amica de la formation de la tête du stolon.

1° - Formation des produits sexuels - Modifications musculaires et hypertrophiques des néphridies

JUNQUA (1957), ayantobtenu des stolons stériles, morphologiquement normaux et pourvus de soies natatoires, remarque que ce fait : "semble indiquer que les phénomènes de maturation génitale proprement dits et ceux de la stolonisation proprement dite, normalement concommitants ne sont pas forcément indissociables.".

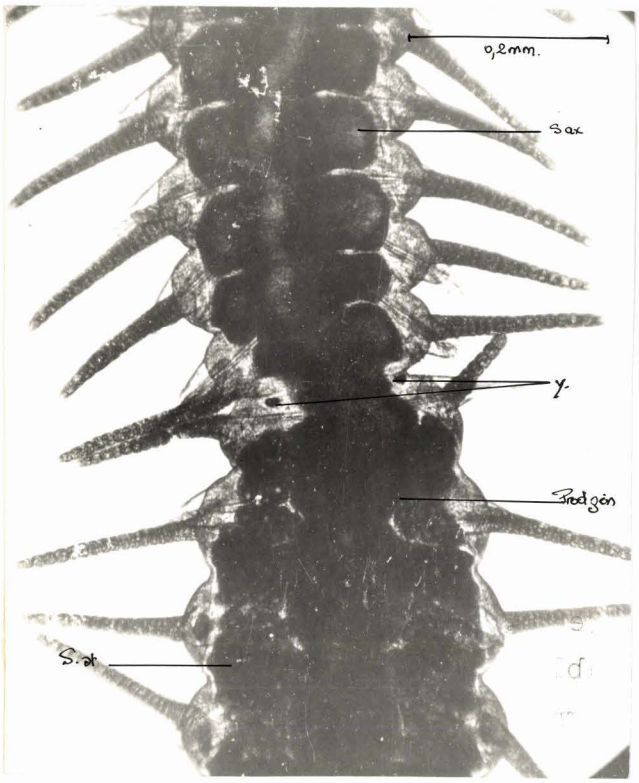


Fig. I2 - Formation d'un stolon normal (face dorsale).
Prod.gén. : Produits génitaux
S.ax. : Segments asexués
S.St. : Segment stolon
y. = Yeux.

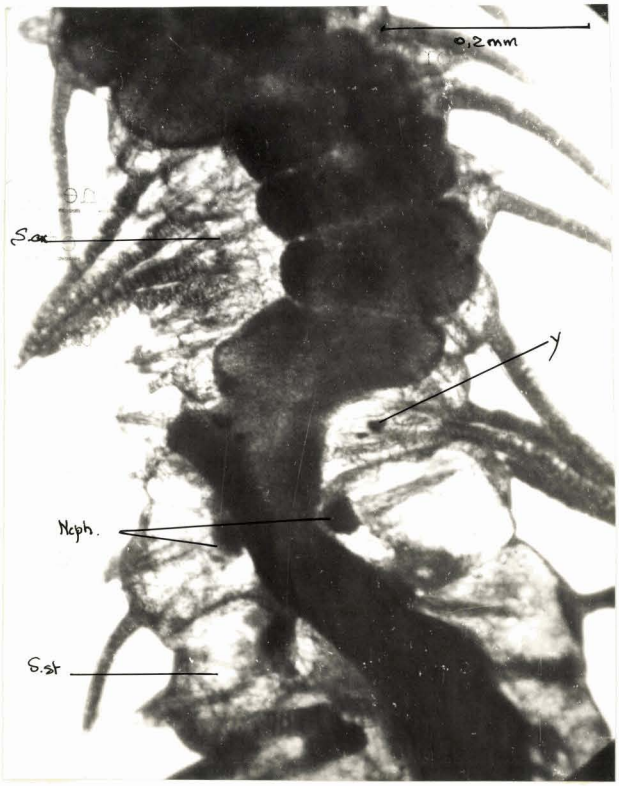


Fig. I3 - Formation d'un stolon morphologiquement normal et optiquement vide de produits génitaux (face dorsale). Les Néphridies ventrales hypertrophiées sont visibles par transparence.
Néph. : Néphridies
S.ax. : Seg^{t} asexués
S.st. : Seg^{t} du stolon
y. : yeux

Nous avons, chez S. amica, retrouvé le même phénomène et obtenu expérimentalement des stolons optiquement vides de produits génitaux mais possèdant tous les attributs morphologiques d'un stolon naturellement constitué. (Fig. I2 - Fig. I3).

D'autre part, certaine expérience dé rite au cours du chapitre précédant, a conduit à l'obtention d'individus expérimentaux, apparemment "épitoques" sans que l'on obtienne, malgré la présence de produits sexuels, envahissant les métamères postérieurs, la différenciation d'une tête de stolon.

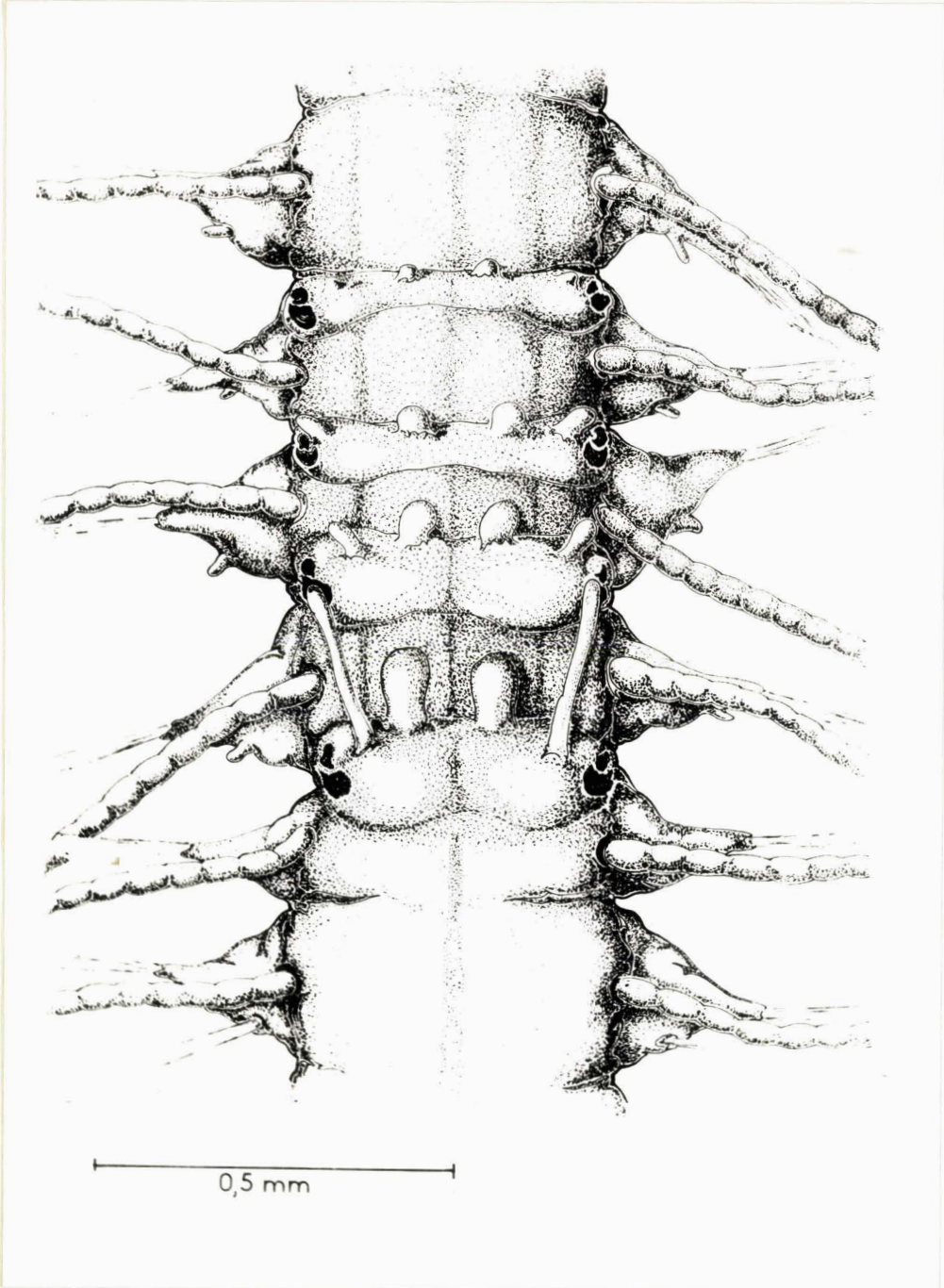
Enfin, les expériences de section transversale pratiquées à des niveaux différents, en arrière du proventricule préalablement prélevé, ont permis de constater que les segments postérieurs réagissaient de manière différente suivant le niveau de section (5 - IO ou I5 segments) ; cependant, nous avons observé, dans tous les cas, le début de formation des produits sexuels et l'hypertrophie des organes néphridiens au niveau des métamères postérieurs.

2° - Formation d'une tête stoloniale - Epitoquie expérimentale et polycéphalie

Ici encore, plusieurs faits d'observation sont à retenir :

- En ce qui concerne les individus expérimentalement épitoques, le nombre de métamères sexués est toujours faible et reste voisin de 20, et le rapport $\frac{S}{LT}$ est inférieur à 0,50 (TABLEAU IV).

...



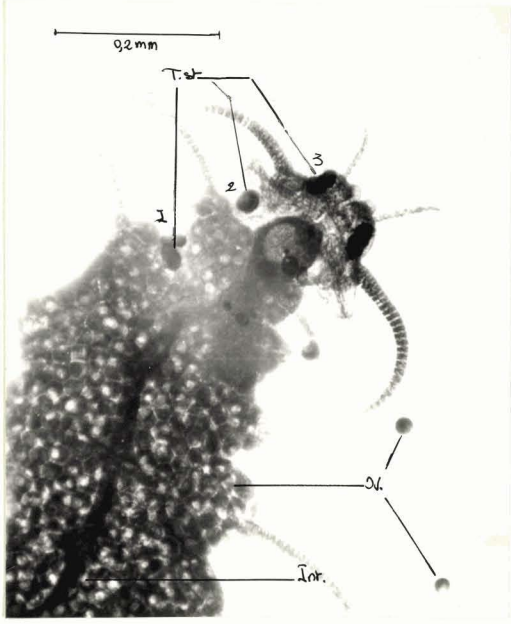
- Fig. I4 -

Cas de polycéphalie faible au cours de la stolonisation chez S. amica - (La différenciation des têtes stoloniales se fait de l'arrière vers l'avant).

- Dans les cas de polycéphalie, il convient de distinguer 2 types de phénomènes que nous qualifierons de polycéphalie "faible" et de polycéphalie "forte".

a - la polycéphalie"faible" (Fig. I4) concerne les individus entiers placés en état de stolonisation permanente par ablation proventriculaire.
Au cours de l'élevage, certains individus différencient plusieurs têtes de stolon (2 à 4 en moyenne), et dans ce cas le rapport $\frac{S}{LT}$ est voisin de 0,50 ;

Le détachement du stolon peut survenir au niveau d'une tête stoloniale quelle qu'elle soit (Fig.I5) ce qui ne semble pas cadrer avec la théorie du réflexe constricteur de PRUVOST.

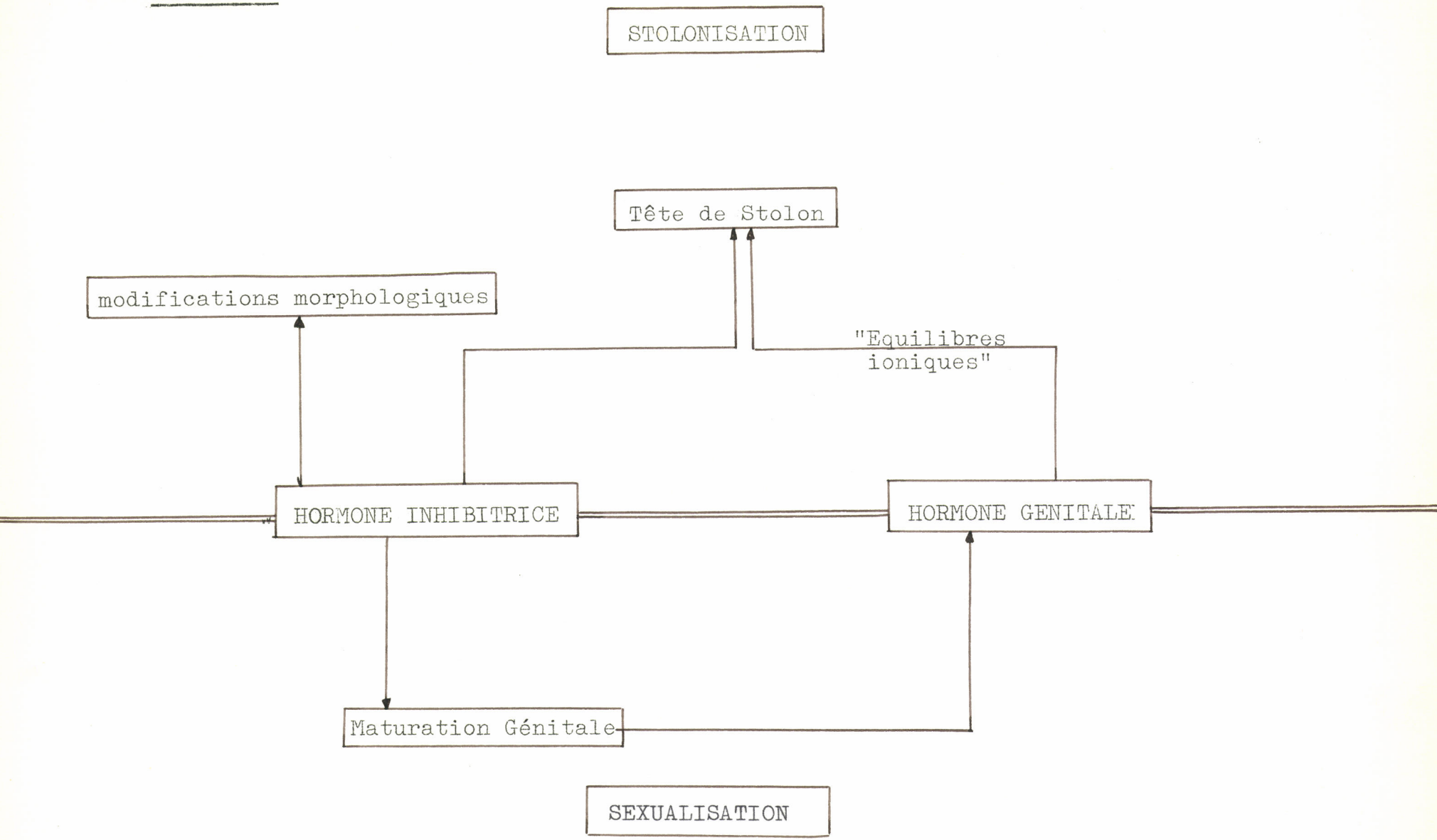


- Fig.I5 -
Stolon femelle détaché au niveau de la 3ème tête dans un cas de polycéphalie faible

Int. : Intestin
Ov. : ovocyte
T.St. : têtes de stolon (I.2.3.)

b - Des tronçons postérieurs comprenant jusqu'à 70 segments montrent, dans 95 % des cas, une polycéphalie forte et nous avons noté jusqu'à la différenciation de I5 têtes de stolon successives ; dans ce cas, le rapport $\frac{S}{LT}$ est toujours supérieur à 0,50.

- TABLEAU V -



SEXUALISATION

3° - Conclusion (TABLEAU V)

Ces différentes constatations nous ont conduit à considérer comme raisonnable l'hypothèse que la différenciation de la tête stoloniale serait le fait d'un facteur interne de nature génitale agissant au delà d'un certain seuil (peut-être déterminé par la puissance de sexualisation) et contre-balancé par une action antagoniste de même nature produite par la souche asexuée. La tête de celle-ci pourrait, en particulier, être à l'origine de cette inhibition.

Il est possible qu'il s'établisse alors un équilibre de nature hormonale où la prédominance de l'un ou l'autre des facteurs inhiberait la formation de la tête ou au contraire sensibiliserait les segments de la souche à certains "équilibres ioniques dans l'eau d'élevage" (DURCHON).

III/ - CONCLUSION

D'une manière générale, on peut considérer que : les modifications caractérisant les phénomènes de la stolonisation sont contemporains de la maturation sexuelle, mais leur déterminisme est différent, ce qui permet de les dissocier en constatant que :

1° - La levée d'un principe inhibiteur permet la différenciation musculaire et l'hypertrophie néphridienne des segments postérieurs constituant le stolon.

2° - L'apparition d'un équilibre hormonal lié à la gamètogénèse dont les variations déclenchent peut être les processus de céphalisation.

INFLUENCE DES FACTEURS EXOGENES SUR LA DIFFERENCIATION ET L'INVERSION SEXUELLE

- ROLE DE LA TEMPERATURE -

I/ - POSITION DES PROBLEMES

Pour envisager les phénomènes de détermination du sexe, il convient de rappeler les travaux antérieurs aboutissant à considérer comme possible deux théories contradictoires.

1° - La détermination du sexe est phénotypique et dûe à des facteurs exogènes incontrôlables, dont les modifications d'équilibre font pencher vers l'un ou l'autre sexe. C'est l'hypothèse émise par HARTMANN, et envisagée comme probable par HAUENSCHILD.

2° - Ces animaux font partie d'une catégorie dite "à Hermaphrodisme non balancé" par BACCI (c'est-à-dire à variabilité sexuelle non limitée) qui prétend que la détermination du sexe est ici polygénique, c'est-à-dire sous la dépendance de Gènes multiples.

D'autre part, il convient de dissocier le problème de la détermination du sexe de celui de la différenciation génitale.

Enfin, les Syllinae sont généralement considérés comme des animaux à sexes séparés, cependant l'inversion du sexe est ici phénomène courant et, déjà signalé par JUNQUA (1957) DURCHON (1951 - 1959), chez S.amica - Trypanosyllis zebra -

...

S. vittata et S. prolifera, qui observe que : "cette labilité sexuelle est, d'une façon générale, caractérisée par une masculinisation progressive".

La différenciation des gonades peut être influencée par des facteurs exogènes et dans ce cas, "la différenciation sexuelle phénotypique pourrait alors dominer la détermination génotypique" du sexe.

Au cours de ce chapitre, nous avons étudié en particulier l'action de la température en essayant de dégager l'influence possible de ce facteur sur la sex ratio et les phénomènes d'inversion sexuelle.

II/ - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE

1° - Sur la sex ratio

a) - Technique expérimentale

Plusieurs séries d'expérience sont réalisées sur des animaux placés dans les conditions de stolonisation induite, élevés isolément, et soumis au jeûne sbsolu pendant toute la durée de l'élevage

- A température constante de I0°C, I5°C, 20°C.
- Soumis à un choc thermique par élevage en étuve de I0°C et 20°C alternativement et pendant des temps variables exprimés en heures.
- Sectionnés transversalement par le milieu ; chacun des deux tronçons obtenus étant placés respectivement à des températures constantes de I5°C et 20°C.

- TABLEAU VI -

SERIE	TEMPERATURE D'ELEVAGE		Sex ratio obtenue pour la Ière stolonisation .	
	Constante		♀	♂
I	I0 ° C		I Cas	0
	I5 ° C		22 %	78 %
	20 ° C		I9 %	8I %
	Chocs Thermiques			
	Temps à I0°C (en heures)	Temps à 20°C (en heures)	♀	♂
II	72 heures	72 heures	25 %	75 %
	96 "	96 "	50 %	50 %
	48 "	96 "	53 %	47 %

b) - Résultats obtenus

Les résultats obtenus en ce qui concerne la sex ratio, au cours de la première stolonisation, sont groupés dans le TABLEAU VI et exprimés en pourcentages.

On constate que :

1 - Une température d'élevage de IO°C bloque la différenciation des gonades dans un sexe comme dans l'autre (un seul cas de différenciation sexuelle femelle a été observé, mais il est possible qu'il soit du à l'amorce d'une stolonisation naturelle entre le moment d'arrivée au Laboratoire et le début de mise en élevage à IO°C.

2 - Le degré thermique exerce certainement une influence sur la différenciationn du sexe car :

a - L'élevage de série d'individus à température constante (Série I) montre qu'une température basse (I5°C) est un facteur féminisant, alors qu'inversement, une température plus élevée est masculinisante, ceci au cours de la première stolonisation.

b - Les chocs thermiques froids (Série II) entrainent une augmentation du pourcentage d'individus femelles obtenus ; cependant, il nous a été impossible, les résultats étant trop partiels, de définir le mode d'action de la durée relative des températures appliquées.

...

c - Enfin, lorsque deux tronçons d'un même individu sont élevés à température différente, les cas de sexualisation en femelle sont d'autant plus nombreux que le degré de température est froid. Cependant, le nombre d'individus ayant sexualisé dans le sens femelle a été trop faible pour que nous puissions établir des pourcentages comparables avec les séries précédantes.

2° - Sur l'inversion sexuelle

Nous avons observé au cours des expériences décrites précédemment des phénomènes d'inversion sexuelle chez S. amica :

a) - En vérifiant le fait que, au cours des stolonisations successives la masculinisation est progressive ; cependant, nous n'avons jamais constaté :

- d'hermaphrodisme passager au niveau d'un ou plusieurs métamères, quelle que soit la température de nos élevages (IO°C, I5°C, 20°C).
  Un cas en a été signalé par DURCHON chez S. amica dans un élevage de 25°C.

- d'inversion sexuelle dans le sens mâle-femelle chez les individus élevés à température constante mais toujours le virage réciproque et, dans IOO % des cas d'inversion, elle s'est produite au cours de la stolonisation de deuxième ordre.

...

- TABLEAU VII -

TEMPERATURE	Différenciation sexuelle	Tronçon	
		antr	postr
I5 ° C	sans dissociation	I8 ♂ I ♀	I8 ♂ I ♀
	avec dissociation	I ♂	I ♀
20 ° C	sans dissociation	I4 ♂ 2 ♀	I4 ♂ 2 ♀
	avec dissociation	2 ♂	2 ♀

b) - En étudiant l'action de la température, sur l'inversion sexuelle, nous avons d'autre part constaté que, chez les individus sectionnés transversalement par le milieu, il pouvait se produire une dissociation de la différenciation des gonades. En effet, les deux parties d'un même individu (une moitié antérieure et une moitié postérieure) sexualisent de manière identique, soit toutes deux en mâles, soit en femelles ; mais dans 3 cas (TABLEAU VII), on observe une dissociation dans la différenciation sexuelle des parties antérieure et postérieure ; dissociation qui s'est toujours faite au profit du sexe femelle, au cours de la première stolonisation.

III/ - CONCLUSION

Chez S. amica, les phénomènes de différenciation sexuelle sont influencés par des facteurs exogènes ; parmi ceux-ci, la température possède un rôle déterminant.

Les cas d'inversion sexuelle fréquemment observés chez ce Syllidien et que l'on retrouve chez d'autres invertébrés voisins, posent le problème de la différenciation et de la détermination du sexe. Il ne semble pas, actuellement, que l'on puisse y répondre d'une manière satisfaisante. Pour cela, il serait nécessaire d'effectuer :

a- Une étude systématique des facteurs susceptibles d'agir sur l'orientation du sexe chez ces animaux d'une part.

b- Une étude génétique d'autre part, rendue difficile par la durée des cycles biologiques.

CONCLUSION GENERALE

I - L'étude expérimentale entreprise chez S.amica a permis de montrer que :

+ Le proventricule pharyngien peut être considéré comme un centre inhibiteur des mécanismes de stolonisation et de sexualisation

+ La formation des gamètes est influencée par l'action de facteurs tels que :

1 - La température qui :

a) agit de manière directe sur la vitesse des phénomènes sexuels

b) inhibe la différenciation germinale à partir d'un degré de température assez bas pouvant être considéré comme seuil.

2 - La régénération - phénomène antagoniste de la maturation sexuelle et dominant celle-ci chez l'espèce S. amica.

3 - Le jeûne - semble être sans effet sur la formation des gonades et les mécanismes de stolonisation.

II - L'étude statistique des rapports entre la souche asexuée et le stolon, envisagée au cours des stolonisations expérimentales successives, permet de mettre en évidence :

1 - L'existence d'un rapport relativement constant entre souche et stolon, rapport dont l'abaissement se traduit par la disparition progressive des processus morphologiques contemporains de la sexualisation

...

...

2° - La présence d'un gradient antéro-postérieur de sexualisation chez ce Syllidien, gradient qu atteint sa valeur maximale pour les segments les plus jeunes, c'est-à-dire les plus postérieurs et qui s'annule antérieurement au niveau des métamères contenant le tractus pharyngien.

III - Les processus Morphologiques de la stolonisation, normalement contemporains de la maturation sexuelle :
- peuvent en être expérimentalement dissociés
- ont un déterminisme propre qui les caractérise

- La différenciation musculaire et l'hypertrophie néphridienne étant liées à la levée d'un principe inhibiteur

- Les processus de céphalisation étant subordonnés à l'apparition d'un nouvel équilibre (sans doute de nature hormonale) lié en partie à la génèse des gamètes.

IV - S.amica possède des cas d'inversion sexuelle et cette labilité sexuelle est le fait de facteurs exogènes. La température en particulier agit :

- sur la sex ratio en déterminant une malculinisation en raison directe de son élévation

- sur l'inversion sexuelle et pose le problème de la différenciation et de la détermination du sexe chez ces animaux.

B I B L I O G R A P H I E

=-=-=-=-=-=

I950 - ABELOOS (M) - Régénération et stolonisation épigame chez l'annélide Syllis prolifera (KROHN). C.R. Ac R. Sc., Paris, t. 230 p. I899 - I900
I95I sur la stolonisation épigame provoquée chez Syllis prolifera C.R. Soc. Biol. t. I45 p.I569-I57I

I920 - ALLEN (E.J.) - Régénération and reproduction in the Syllid procerastea. Philos. Trans. Roy. Soc. London B. t. 2II, p. I3I-I77

I958 -- BACCI (G) - Diverso Compartimento sessuale delle Ophiotrocha puerilis di Napoli e di Plymouth. Boll Soc. Ital. Biol. Sper. t 28 (Supl) p. I293 -
I955 - La variabilita Publ. Staz Zool Napoli, t. 26,p. II0-I37

I9I9 - CAULLERY (M) et MESNIL (F) - Sur un processus normal de fragmentation suivie de régénération chez une Annelide Polychète, Syllis gracilis (GRUBE) C.R. Acad. Sc.Paris - t. I69 p. 926.

I948 - DURCHON (M) - Epitoquie expérimentale chez 2 polychetes Perinereis cultifera (GRUBE) et Nereis irrotata (MALMGREN) C.R. Acad. Sc. Paris, Vol.227, p. I57-I58 - I949 - Inhibition de l'épitoquie par prostomium, chez les Néréidiens (Annelides Polychetes) Ibid. Vol. 229, p. 8I-82. -
I950 - Maturation génitale précoce, stolonisation et polycéphalie par suppression de la région antérieure chez un syllidien Ibid. Vol. 229, p.2236-2237
I95I - Stolonisation et hermaphrodisme successif che Syllis amica (QUATREFAGES) Arch. Zool. exp. et Gen., N et R., t. 88, p. 96-I00.

...

I952 - Recherches expérimentales sur 2 aspects de la reproduction chez des Annelides Polychètes ; L'épitoquie et la stolonisation, Ann. Sc. Nat. Zool. Bio. Ani., llème Série, Vol. I4, p. II9-206.
I957 - Rôle du proventricule dans le déterminisme de la stolonisation chez les Syllidiens (Annelides Polychètes) C.R. Acad. Sc. Paris, t. 244 p.I883-I886 - I959 - Contribution à l'étude de la stolonisation chez les syllidiens (Annelides Polychètes) : I - Syllinae - Bull.Biol.France et Belgique vol. 93 p. I55-2I9

I937 -- HARTMANN (M) - Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsumwandlung von Ophiotrocha puerilis Zool. Jahrb. t.56 - p. 389-439

I953 - HAUENSCHILD (C) - Neue Versuche über phanotypische Goschlechtsbestimmung bei Polychâten Naturiviss - t.6, p.I86-I89

I957 - JUNQUA (C) - Stolonisation et Polycéphalie expérimentale chez Trypannosyllis zebra (GRUBE) Annelide Polychète, Ann. Sc. Nat. Zool, n° série t.I8, p. 59.68

I893 -- MALAQUIN (A) - Recherches sur les Syllidiens Morphologie - Anatomie - Reproduction - Développement - Mem. Soc. Sc. Agr. Arts Lille - 4° série t. I8 - p. I447.

I909 - MICHEL (A) -- Sur des cas de céphalisation anormalement multiples chez les Syllidiens en stolonisation C.R. Acad. Sc. Paris - t. I48 p. 438.

...

I929 - OKADA (Yô. K) - Régénération and Fragmentation in the Syllidien polychaetes (Studies on the Syllidae II) - Arch. F. Entwickl mechan, t. II5 p. 542 - 600 - I934 - Formation de têtes dans la stolonisation des Polychètes Syllidiens - Bull. Soc. Zool, France t. 59 , p. 388-405.
I937 - La stolonisation et les caractères sexuels du Stolon chez les Syllidiens Polychètes (Etude sur les Syllidiens III) Jap. J. of Zool. Tokyo, t. 7, p. 44I-490

I9I3 - POTTS (F.A.) - Stolon Formation in certain species of Trypannosyllis Quart. Journ. Microsc. Sc. - v. 58, p. 4II-446 - I9I3 - Méthods of reproduction in the syllids - Ergebn Forts Zool., t III , p. I-72

I890 - PRUVOST (G) - Sur la formation des stolons chez les Syllidiens - C.R. Acad. Sc. Paris, t. I08 p. I3I0. - I902 - Sur l'évolution des formations stoloniales chez les Syllidiens Ibid, vol. I34 p.433