

N° d'ordre :

50376
1971
102-1

50376
1971
102-1

THÈSE

PRÉSENTÉE

A L'UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

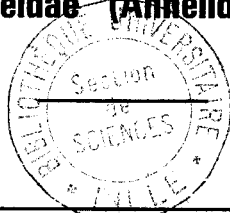
POUR L'OBTENTION DU GRADE DE

DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Yolande BOILLY-MARER

**Contribution à l'Étude de la Signification
des Caractères Sexuels Somatiques et de leur Déterminisme
chez les Nereidae (Annélides Polychètes)**



TOME I : TEXTE

Soutenue le Octobre 1971
devant la commission d'examen

MM. R. DEFRETIN,	}	Président
M. DURCHON,		Rapporteur
F. SCHALLER,		Examineurs
E. VIVIER,		
Mme H. CHARNIAUX-COTTON,		Membre invité

1971

M. LOMBARD Jacques	Sociologie
M. MONTARIOL Frédéric	Chimie Appliquée
M. MONTREUIL Jean	Chimie Biologique
M. POUZET Pierre	Informatique
Mme SCHWARTZ Marie-Hélène	Mathématiques
M. TILLIEU Jacques	Physique Théorique
M. TRIDOT Gabriel	Chimie Minérale Appliquée
M. VAILLAND Jean	Mathématiques
M. VIDAL Pierre	Automatique
M. VIVIER Emile	Biologie Animale
M. WATERLOT Gérard	Géologie et Minéralogie
M. WERTHEIMER Raymond	Physique Générale

PROFESSEURS A TITRE PERSONNEL

M. BOUISSET Simon	Physiologie Animale
M. DELHAYE Michel	Chimie Physique et Minérale 1er Cycle
M. FLATRES Pierre	Géographie
M. IEBRUN André	Electronique
M. LINDER Robert	Botanique
M. LUCQUIN Michel	Chimie Physique
M. PARREAU Michel	Mathématiques
M. PRUDHOMME Rémy	Sciences Economiques
M. SAVART Jean	Chimie Générale
M. SCHALLER François	Zoologie
M. SCHILTZ René	Physique

PROFESSEURS SANS CHAIRE

M. BELLET Jean	Physique
M. BODARD Marcel	Biologie Végétale
M. BOILLET Pierre	Physique
M. DERCOURT Jean-Michel	Géologie
M. DEVRAINNE Pierre	Chimie Minérale
Mlle MARQUET Simone	Mathématiques
M. PROUVOST Jean	Minéralogie

MAITRES DE CONFERENCES (et chargés des fonctions)

M. ADAM Michel	Economie Politique
M. ANDRE Charles	Mathématiques et Statistiques
M. ANGRAND Jean-Pierre	Géographie
M. AUBIN Thierry	Mathématiques Pures
M. BEGUIN Paul	Mécanique des Fluides
M. BILLARD Jean	Physique
M. BKOUCHE Rudolphe	Mathématiques
M. BOILLY Bénoni	Zoologie
M. BONNEMAIN Jean-Louis	Biologie Végétale
M. BONNOT Ernest	Biologie Végétale
M. BRIDoux Michel	Chimie
M. BRUYELIE Pierre	Géographie et Aménagement Spatial
M. CAPURON Alfred	Biologie Animale

M. CARREZ Christian	Analyse Numérique
M. CHOQUET Marcel	Biologie Appliquée
M. CORDONNIER Vincent	Informatique
M. CORTOIS Jean	Physique
M. COULON Jean-Paul	Electrotechnique
M. DEBRABANT Pierre	Instrumentation Physique
M. ESCAIG Bertrand	Physique
Mme EVRARD Micheline	Chimie
M. FAIDHERBE Jacques	Psychophysiologie
M. FONTAINE Jacques	Génie Electrique
M. FROELICH Daniel	Chimie
M. GAMBLIN André	Géographie
M. GOBLOT Rémi	Mathématiques
M. GOSSELIN Gabriel	Sociologie
M. GOUDMAND Pierre	Chimie
M. GRANELLE Jean-Jacques	Sciences Economiques
M. GRUSSON Laurent	Mathématiques
M. GUILBAULT Pierre	Physiologie Animale
M. HERMAN Maurice	Physique
M. HUARD DE LA MARRE Pierre	Mathématiques Appliquées
M. JOLY Robert	Biologie (Amiens)
M. JOURNEL Gérard	Physique Appliquée
Mlle KOSMANN Yvette	Mathématiques
M. LABIACHE-COMBIER Alain	Chimie Générale
M. LACOSTE Louis	Biologie Végétale
M. LANDAIS Jean	Chimie Organique
M. LAURENT François	Automatique
M. LAVAGNE Pierre	Gestion
Mlle LEGRAND Solange	Mathématiques
M. LEHMANN Daniel	Mathématiques
Mme LEHMANN Josiane	Mathématiques
M. LENTACKER Firmin	Géographie et Aménagement Spatial
M. LEROY Jean-Marie	Chimie
M. LEROY Yves	Electronique
M. LHENAFF René	Géographie
M. LOCQUENEUX Robert	Physique
M. LOUAGE Francis	Mesures Industrielles
M. LOUCHEUX Claude	Chimie Macromoléculaire
M. MAES Serge	Physique
Mme MAILLET Monique	Sciences Economiques
M. MAIZIERES Christian	Automatique
M. MAIAUSSENA Jean-Louis	Sciences Economiques
M. MESSELYN Jean	Physique
M. MIGEON Michel	Instrumentation Chimique
M. MONTEL Marc	Physique
M. MONTUELLE Bernard	Biologie Végétale
M. MUSSCHE Guy	Economie et Sociologie d'Entreprises
M. NICOLE Jacques	Chimie Analytique
M. OUZIAUX Roger	Construction Mécanique
M. PANET Marius	Physique Industrielle
M. PAQUET Jacques	Géotechnique
M. PARSY Fernand	Mathématiques Appliquées
M. PONSOLLE Louis	Chimie (Valenciennes)
M. POVY Jean-Claude	Automatique non linéaire
M. RACZY Ladislav	Physique Industrielle et Radioélectricité

Mme RENVERSEZ Françoise
M. ROUSSEAU Jean-Paul
M. ROYNETTE Bernard
M. SALMER Georges
M. SEGUIER Guy
M. SIMON Michel
M. SMET Pierre
M. SOMME Jean
Mlle SPIK Geneviève
M. THOMAS Daniel
M. TOULOTTE Jean-Marc
M. TREANTON Jean-René
M. VANDORPE Bernard
M. VILETTE Michel
M. WATERLOT Michel
Mme ZINN JUSTIN Nicole

Sciences Economiques
Physiologie Animale
Mathématiques
Radio-Electricité et Electronique
Electronique
Psychologie
Physique
Géographie
Chimie Biologique
Chimie Minérale Appliquée
Informatique
Psychologie
Chimie Minérale
Génie Mécanique
Géologie
Mathématiques

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA SIGNIFICATION
DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES ET DE LEUR DETERMINISME
CHEZ LES NEREIDAE (ANNELIDES POLYCHETES)

Yolande BOILLY-MARER

Laboratoire de Biologie Animale
Centre de Recherche sur la Cellule
et Laboratoire Associé au C.N.R.S. n° 148
U.E.R. de Biologie
Université des Sciences et des Techniques de Lille

AVANT-PROPOS

C'est avec un très grand plaisir que je saisis ici l'occasion d'exprimer ma profonde gratitude à Monsieur le Professeur DURCHON à qui je dois d'avoir pu entreprendre et développer ce travail et dont la très haute compétence scientifique et les qualités humaines m'ont permis de mener à bien mes recherches. Qu'il sache combien la confiance qu'il m'a toujours accordée et l'enthousiasme qu'il a su sans cesse me communiquer ont été pour moi des stimulants particulièrement précieux en m'aidant à surmonter les aléas de l'expérimentation. Qu'il soit assuré de ma sincère reconnaissance et de mon profond attachement.

Je tiens à remercier Monsieur le Professeur DEFRETIN, Président de l'Université des Sciences et Techniques de Lille, qui, malgré ses très lourdes tâches, a accepté de juger mon travail. C'est au cours de stages effectués sous sa direction à Wimereux que mon premier contact avec la biologie marine a été réalisé. L'accueil agréable qu'il m'a toujours réservé au laboratoire de Biologie Maritime de Wimereux et les facilités qu'il m'a accordées m'ont beaucoup aidée lors des récoltes de matériel et je lui en suis particulièrement reconnaissante.

Il m'est agréable d'adresser aussi mes remerciements à Monsieur le Professeur SCHALLER qui a toujours suivi mon travail avec beaucoup d'intérêt et m'a fait bénéficier de ses grandes connaissances en matière de physiologie des Insectes. Qu'il sache combien je lui suis reconnaissante d'avoir bien voulu participer à mon jury de thèse malgré ses nombreuses préoccupations actuelles.

Je tiens également à remercier Monsieur le Professeur VIVIER pour les conseils qu'il m'a toujours aimablement prodigués. C'est grâce au développement qu'il a su donner à la Microscopie électronique dans notre laboratoire que mon travail a pu prendre une dimension nouvelle.

Madame CHARNIAUX-COTTON, Professeur à l'Université de Paris, m'a fait le grand honneur de parrainer mes recherches dès mon entrée au C.N.R.S. et de juger ce travail en acceptant de participer à mon jury de thèse. L'appui que j'ai toujours trouvé auprès d'elle et les conseils judicieux dont elle m'a gratifiée m'ont aidée dans ma tâche. Qu'elle veuille bien trouver ici

l'expression de ma profonde et respectueuse reconnaissance.

Une partie de ce travail a pu être réalisé aux laboratoires de Biologie Marine d'Arcachon et de Luc-sur-Mer et de Biochimie de l'Université de Lille I, grâce à l'obligeance de Messieurs les Professeurs WEIL, LUBET et MONTREUIL à qui j'adresse mes plus vifs remerciements.

Je ne saurais oublier tous ceux qui, en m'apportant une aide morale ou matérielle, ont contribué à la réalisation de ce travail. Qu'ils trouvent ici l'expression de mon amicale reconnaissance.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	p. 1
POSITION DU PROBLEME.....	p. 2
1 - Nature des formations sexuelles secondaires.....	p. 2
2 - Rôle des formations sexuelles secondaires.....	p. 3
3 - Déterminisme des caractères sexuels secondaires.....	p. 3
MATERIEL ET TECHNIQUES.....	p. 5
I - MATERIEL.....	p. 5
A - <u>Nereis pelagica</u> Linné.....	p. 5
B - <u>Perinereis cultrifera</u> Grube.....	p. 5
C - <u>Platynereis dumerilii</u> Audouin et Milne Edwards.....	p. 5
II - TECHNIQUES.....	p. 6
A - Techniques d'élevage.....	p. 6
B - Techniques histologiques et histochimiques.....	p. 6
1 - Microscopie photonique.....	p. 6
a) Techniques histologiques.....	p. 6
b) Techniques histochimiques.....	p. 6
2 - Microscopie électronique.....	p. 6
C - Techniques expérimentales.....	p. 7

PREMIERE PARTIE

ETUDE MORPHOLOGIQUE, HISTOLOGIQUE, ULTRASTRUCTURALE ET HISTOCHIMIQUE DES CIRRES PARAPODIAUX ET DU PYGIDIUM DE NEREIDIENS ATOQUES ET EPITOQUES	p. 8
---	------

<u>CHAPITRE I</u> - ETUDE MORPHOLOGIQUE ET HISTOLOGIQUE DES CIRRES PARAPODIAUX	p. 9
I - ETUDE MORPHOLOGIQUE DES PARAPODES.....	p. 9
A - <u>Nereis</u> atoques.....	p. 9
B - <u>Nereis</u> épitoques.....	p. 10

II - ETUDE MORPHOLOGIQUE DES CIRRES PARAPODIAUX.....	p. 10
A - Cirres parapodiaux de <u>Nereis</u> <u>atoques</u>	p. 10
1 - Forme - Taille.....	p. 10
a) <u>Nereis pelagica</u>	p. 10
b) <u>Perinereis cultrifera</u> et <u>Platynereis</u> <u>dumerilii</u>	p. 11
2 - Ciliature.....	p. 11
B - Cirres parapodiaux d' <u>Heteronereis</u>	p. 12
1 - Cirres parapodiaux de la région antérieure.....	p. 12
a) <u>Nereis pelagica</u>	p. 12
b) <u>Perinereis cultrifera</u> et <u>Platynereis</u> <u>dumerilii</u>	p. 13
2 - Cirres parapodiaux de la région postérieure.....	p. 13
a) <u>Nereis pelagica</u>	p. 13
b) <u>Perinereis cultrifera</u> et <u>Platynereis</u> <u>dumerilii</u>	p. 14
III - ETUDE HISTOLOGIQUE DES CIRRES PARAPODIAUX.....	p. 14
A - Cirres parapodiaux de <u>Nereis</u> <u>atoques</u>	p. 14
B - Cirres parapodiaux d' <u>Heteronereis</u>	p. 15
1 - Cirres parapodiaux de la région antérieure.....	p. 15
a) <u>Nereis pelagica</u> mâles.....	p. 15
b) <u>Nereis pelagica</u> femelles.....	p. 17
c) <u>Perinereis cultrifera</u> et <u>Platynereis</u> <u>dumerilii</u>	p. 17
2 - Cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure	p. 17
a) <u>Nereis pelagica</u> mâles.....	p. 17
b) <u>Nereis pelagica</u> femelles.....	p. 19
c) <u>Perinereis cultrifera</u> et <u>Platynereis</u> <u>dumerilii</u>	p. 19
IV - DISCUSSION.....	p. 19
V - CONCLUSION.....	p. 21
<u>CHAPITRE II</u> - ETUDE ULTRASTRUCTURALE DES CIRRES PARAPODIAUX.....	p. 23
I - OBSERVATIONS.....	p. 23

A - Cirres parapodiaux de <u>Nereis</u> atokes.....	p. 23
1 - La cuticule.....	p. 23
a) Zone apicale.....	p. 24
b) Zone basale.....	p. 24
2 - L'épiderme.....	p. 24
3 - Le système nerveux.....	p. 25
a) Le nerf.....	p. 25
b) La névroglie.....	p. 26
c) Les cellules nerveuses bipolaires.....	p. 26
B - Cirres parapodiaux d' <u>Heteronereis</u>	p. 27
1 - Les cirres parapodiaux de la région antérieure..	p. 28
a) <u>Nereis pelagica</u> mâles.....	p. 28
b) <u>Nereis pelagica</u> femelles.....	p. 30
2 - Cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure	30
a) <u>Nereis pelagica</u> mâles.....	p. 30
b) <u>Nereis pelagica</u> femelles.....	p. 31

II - DISCUSSION.....	p. 31
A - Les cirres parapodiaux atokes.....	p. 32
1 - Le tissu épidermique.....	p. 32
2 - Le tissu nerveux.....	p. 33
B - Les cirres parapodiaux épitoques et leur évolution au cours de l'hétéronéréidation.....	p. 34
1 - Le tissu épidermique.....	p. 34
2 - Les cellules sensorielles.....	p. 36
C - Signification de la transformation des cirres au cours de l'hétéronéréidation.....	p. 36

III - CONCLUSION.....	p. 37
-----------------------	-------

<u>CHAPITRE III</u> - ETUDE HISTOCHIMIQUE ET CYTOCHIMIQUE DE L'EVOLUTION DES CIRRES PARAPODIAUX AU COURS DE L'HETERONEREIDATION.....	p. 39
---	-------

I - OBSERVATIONS.....	p. 39
A - Techniques.....	p. 40
1 - Microscopie photonique.....	p. 40
a) Protides.....	p. 40

b) Glucides.....	p. 40
c) Lipides.....	p. 41
2 - Microscopie électronique.....	p. 41
a) Protides.....	p. 41
b) Glycogène et polysaccharides neutres.....	p. 42
B - Etude cytochimique des cellules épidermiques au cours de l'hétéronéréidation.....	p. 42
1 - Protides.....	p. 42
a) Recherche des radicaux NH ₂ libres.....	p. 43
b) Recherche des radicaux -SH et -S-S-.....	p. 43
c) Recherche du tryptophane et des radicaux indol-,guanidyl et phénol.....	p. 43
2 - Glucides.....	p. 44
3 - Lipides.....	p. 45
C - Etude cytochimique des cellules neurosensorielles au cours de l'hétéronéréidation.....	p. 45
II - DISCUSSION.....	p. 46
A - Nature chimique de la sécrétion épidermique des cirres parapodiaux transformés.....	p. 46
B - Signification de l'apparition d'une sécrétion de nature protidique dans l'apex des cellules épidermiques des renflements et crénelures.....	p. 47
C - Signification de l'évolution cytochimique des cellules neurosensorielles.....	p. 48
III - CONCLUSION.....	p. 50
<u>CHAPITRE IV - ETUDE HISTOLOGIQUE ET ULTRASTRUCTURALE DU PYGIDIUM.....</u>	p. 52
I - MORPHOLOGIE EXTERNE.....	p. 52
A - Pygidium de <u>Nereis</u> <u>atoques</u>	p. 52
B - Pygidium d' <u>Heteronereis</u>	p. 53
1 - <u>Heteronereis</u> mâles.....	p. 53
a) <u>Nereis pelagica</u>	p. 53
b) <u>Perinereis cultrifera</u>	p. 53
c) <u>Platynereis dumerilii</u>	p. 53
2 - <u>Heteronereis</u> femelles.....	p. 54

II - Structure et ultrastructure du pygidium.....	p. 54
A - Pygidium de <u>Nereis</u> <u>atoques</u>	p. 54
1 - L'épiderme.....	p. 54
2 - La chaîne nerveuse.....	p. 55
3 - Le tube digestif.....	p. 55
4 - Musculature.....	p. 55
5 - Système vasculaire.....	p. 56
B - Pygidium d' <u>Heteronereis</u>	p. 56
1 - <u>Heteronereis</u> mâles.....	p. 56
a) L'épiderme.....	p. 56
b) La musculature.....	p. 58
2 - <u>Heteronereis</u> femelles.....	p. 59
III - DISCUSSION.....	p. 59
1 - Les transformations pygidiales.....	p. 59
a) Les papilles pygidiales.....	p. 60
b) La musculature pygidiale.....	p. 61
2 - Le dimorphisme sexuel.....	p. 62
IV - CONCLUSION.....	p. 63
CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE.....	p. 64

DEUXIEME PARTIE

ETUDE PHYSIOLOGIQUE DES CIRRES PARAPODIAUX AU COURS DE L'ESSAIMAGE

p. 66

<u>CHAPITRE V</u> - ROLE DES FORMATIONS SEXUELLES SOMATIQUES (RENFLEMENT, CRENELURES DES CIRRES PARAPODIAUX, PAPILLES PYGIDIALES) CHEZ LES <u>HETERONEREIS</u> EN ESSAIMAGE.....	p. 68
I - MATERIEL ET TECHNIQUES.....	p. 68
II - OBSERVATIONS - RESULTATS.....	p. 69
A - La danse nuptiale.....	p. 69
1 - Première phase.....	p. 71
2 - Deuxième phase.....	p. 71
3 - Troisième phase.....	p. 72

B - Mécanisme de l'émission des produits génitaux.....	p. 72
1 - Ovocytes.....	p. 72
2 - Spermatozoïdes.....	p. 72
3 - Origine de la force provoquant l'expulsion des produits génitaux.....	p. 73
C - Fonction des cirres parapodiaux transformés.....	p. 73
1 - Techniques.....	p. 73
2 - Résultats.....	p. 74
a) Ablation des cirres parapodiaux transformés.....	p. 74
b) Ablation des cirres parapodiaux non trans- formés, ou de formations tentaculiformes ou non (cirres tentaculaires, antennes, palpes)	p. 75
c) Rupture des connexions nerveuses entre cir- res parapodiaux - cerveau - organe effecteur	p. 76
3 - Discussion.....	p. 77
a) Comportement des individus opérés.....	p. 77
b) Comportement de <u>Platynereis</u> normales mises en présence d' <u>Heteronereis</u> opérées.....	p. 78
D - Nature de la stimulation déclenchant la danse nuptiale.	p. 79
1 - Techniques.....	p. 79
2 - Résultats.....	p. 80
a) <u>Heteronereis</u> n'ayant pas subi l'ablation des cirres parapodiaux transformés.....	p. 80
b) <u>Heteronereis</u> ayant subi l'ablation des cirres parapodiaux transformés.....	p. 81
3 - Discussion.....	p. 81
III - DISCUSSION GENERALE.....	p. 82
IV - CONCLUSION.....	p. 83

CHAPITRE VI - ORIGINE ET MODALITES D'ACTION DE LA SUBSTANCE EXCITATRICE

DECLANCHANT LA DANSE NUPTIALE.....	p. 84
I - MATERIEL ET TECHNIQUES.....	p. 84
II - RESULTATS.....	p. 84
A - Origine de la substance excitatrice.....	p. 84
1 - Le corps.....	p. 85

a) Techniques opératoires.....	p. 85
b) Résultats.....	p. 85
2 - Le contenu coelomique.....	p. 86
a) Techniques opératoires.....	p. 86
b) Résultats.....	p. 86
3 - La surface du corps.....	p. 87
a) Techniques opératoires.....	p. 87
b) Résultats.....	p. 88
4 - Discussion.....	p. 89
B - Modalités d'action de la substance excitatrice.....	p. 92
1 - Libération de substances excitatrices.....	p. 92
a) Techniques opératoires.....	p. 92
b) Résultats.....	p. 92
2 - Importance du rapprochement.....	p. 93
a) Techniques opératoires.....	p. 93
b) Résultats.....	p. 93
3 - Spécificité de la substance excitatrice.....	p. 93
a) Techniques opératoires.....	p. 93
b) Résultats.....	p. 94
4 - Discussion.....	p. 94
a) Diffusion de la substance excitatrice.....	p. 94
b) Influence de la concentration et de la durée d'excitation.....	p. 96
c) Spécificité de la substance excitatrice...	p. 97
III - DISCUSSION GENERALE.....	p. 97
IV - CONCLUSION.....	p. 99
CHAPITRE VII - ISOLEMENT ET NATURE DE LA SUBSTANCE EXCITATRICE.....	p. 100
I - MATERIEL ET METHODES.....	p. 100
II - RESULTATS.....	p. 101
A - Dialyse.....	p. 101
1 - Techniques.....	p. 101
a) <u>Heteronereis</u> intactes.....	p. 101
b) Homogénat d' <u>Heteronereis</u>	p. 101
c) Surnageant de centrifugation d'un homogénat	p. 101

2 - Résultats.....	p. 102
3 - Discussion.....	p. 102
B - Fractionnement par chromatographie sur échangeurs d'ions d'un surnageant et d'un dialysat.....	p. 102
1 - Techniques.....	p. 102
2 - Résultats.....	p. 105
3 - Discussion.....	p. 105
C - Fractionnement de l'éluat neutre par chromatographie sur gel de Sephadex.....	p. 105
1 - Techniques.....	p. 106
2 - Résultats.....	p. 106
a) Chromatographie de la fraction "neutre" femelle.....	p. 106
b) Chromatographie de la fraction "neutre" mâle.....	p. 107
3 - Discussion.....	p. 108
III - DISCUSSION GÉNÉRALE.....	p. 108
IV - CONCLUSION.....	p. 109
CONCLUSION DE LA DEUXIÈME PARTIE.....	p. 110

TROISIÈME PARTIE

DETERMINISME DES CARACTÈRES SEXUELS SOMATIQUES	p. 111
--	--------

<u>CHAPITRE VIII</u> - MODALITÉS DE LA DIFFÉRENCIATION DES CARACTÈRES SEXUELS SOMATIQUES.....	p. 113
I - MATÉRIEL ET TECHNIQUES.....	p. 113
II - RÉSULTATS.....	p. 114
A - Influence de l'âge des <u>Nereis</u> sur la différenciation des caractères sexuels somatiques.....	p. 114
1 - Techniques.....	p. 114
2 - Résultats.....	p. 115
a) Evolution des <u>Nereis</u> sexuellement diffé- renciées.....	p. 115

b) Evolution des <u>Nereis</u> indifférenciées sexuellement.....	p. 115
3 - Discussion.....	p. 116
B - Influence du jeûne sur la différenciation des renfle- ments et des crénelures.....	p. 117
1 - Techniques.....	p. 117
2 - Résultats.....	p. 117
3 - Discussion.....	p. 118
C - Influence de la température sur la différenciation des caractères sexuels somatiques.....	p. 118
1 - Techniques.....	p. 118
2 - Résultats.....	p. 119
3 - Discussion.....	p. 119
III - DISCUSSION GENERALE	p. 120
IV - CONCLUSION.....	p. 120

<u>CHAPITRE IX</u> - CONTROLE DE LA DETERMINATION ET DE LA DIFFERENCIATION DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES.....	p. 122
I - MATERIEL ET TECHNIQUES.....	p. 122
II - RESULTATS.....	p. 123
A - Rôle du cerveau dans le déterminisme des caractères sexuels somatiques.....	p. 123
1 - Techniques.....	p. 123
2 - Résultats.....	p. 123
3 - Discussion.....	p. 123
B - Rôle des produits génitaux dans la détermination des caractères sexuels somatiques : expériences de castration.....	p. 124
1 - Techniques.....	p. 124
2 - Résultats.....	p. 125
a) Effets des rayons X sur les <u>Nereis</u>	p. 125
b) Comportement des <u>Nereis</u> après décérébration	p. 126
c) Comportement des témoins.....	p. 127

3 - Discussion.....	p. 128
a) Hypothèse de l'altération des propriétés morphogénétiques des tissus impliqués dans la différenciation des caractères sexuels somatiques.....	p. 128
b) Hypothèse de l'influence de la castration.	p. 129
C - Rôle du contenu coelomique dans la détermination des caractères sexuels somatiques : expériences d'injection de produits génitaux.....	p. 130
1 - Techniques.....	p. 130
2 - Résultats.....	p. 130
a) Evolution des <u>Nereis</u> sexuellement différenciées.....	p. 130
b) Evolution des <u>Nereis</u> sexuellement indifférenciées.....	p. 131
c) Evolution des <u>Nereis</u> castrées.....	p. 131
3 - Discussion.....	p. 132
D - Influence de l'individu sur la différenciation des caractères sexuels somatiques : expériences de greffes.	p. 132
1 - Techniques.....	p. 133
a) Greffe de tronçon de corps de 4 à 20 seg- ments de longueur en position latérale....	p. 133
b) Greffe de tronçon de corps de 4 segments de longueur en position orthotope.....	p. 133
c) Greffe de paroi latérale de corps compre- nant 2 à 5 parapodes en position dorsale ou ventrale.....	p. 133
2 - Résultats.....	p. 134
a) Conditions de la jonction porte-greffe - greffon.....	p. 134
b) Différenciation des caractères sexuels somatiques.....	p. 136
3 - Discussion.....	p. 139
III - DISCUSSION GENERALE.....	p. 140
A - Déterminisme des caractères sexuels des cirres parapodiaux.....	p. 140
B - Déterminisme des caractères sexuels du pygidium.....	p. 141
IV - CONCLUSION.....	p. 142

CHAPITRE X - STABILITE DE LA DETERMINATION ET DE LA DIFFERENCIATION DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES.....	p. 143
I - MATERIEL ET METHODES.....	p. 143
II - RESULTATS.....	p. 144
A - Comportement des cirres parapodiaux régénérés.....	p. 144
1 - Parapodes régénérés.....	p. 144
a) Régénération <u>in situ</u>	p. 144
b) Régénération sur le greffon.....	p. 145
2 - Parapodes surnuméraires.....	p. 145
a) Conditions d'apparition des parapodes surnuméraires.....	p. 145
b) Comportement des parapodes surnuméraires au cours de l'hétéronéréidation.....	p. 146
B - Comportement des pygidiums néoformés.....	p. 148
1 - L'hétéronéréidation est déclenchée après régéné- ration du pygidium.....	p. 149
2 - L'hétéronéréidation est déclenchée au moment de l'amputation du pygidium.....	p. 149
III - DISCUSSION.....	p. 149
A - Caractères sexuels des cirres parapodiaux.....	p. 149
B - Pygidium.....	p. 150
IV - CONCLUSION.....	p. 151
CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE.....	p. 152
CONCLUSION GENERALE.....	p. 153
BIBLIOGRAPHIE	

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA SIGNIFICATION
DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES ET DE LEUR DETERMINISME
CHEZ LES NEREIDAE (ANNELIDES POLYCHETES)

INTRODUCTION

Des caractères sexuels secondaires ont déjà été décrits chez de nombreux Invertébrés. Cependant, si dans la plupart des cas la nature exacte de ces formations somatiques et en conséquence leur rôle ont pu être compris par des observations simples, leur déterminisme reste, à l'exception de certains Arthropodes (CHARNIAUX-COTTON, 1954 et 1957, 1970 ; LEGRAND, 1955 et 1958 ; LEGRAND et JUCHAULT, 1960 b, 1970 ; NAISSE, 1963, 1964 et 1969 ; BAIESDENT-MARQUET, 1964 ; JUCHAULT, 1966), le plus souvent inconnu malgré les efforts de nombreux chercheurs ayant abordé ce problème. Chez les Annélides Polychètes, la situation apparaît plus confuse encore. En effet, dans ce cas, on ignore non seulement le déterminisme des caractères sexuels mais aussi le plus souvent leur nature et leur rôle. Sans doute le fait que les interventions expérimentales sont malaisées sur ce matériel en raison de la petite taille des individus indifférenciés sexuellement et de l'absence de gonades localisées, expliquent le peu d'engouement qu'a suscité ce groupe dans l'étude des caractères sexuels secondaires. Néanmoins, l'intérêt présenté par ces Invertébrés tant par leur position phylétique que par les phénomènes neuroendocriniens contrôlant leur sexualisation (DURCHON, 1952) nous a conduit à tenter de combler cette lacune.

POSITION DU PROBLEME

De nombreux auteurs (AGASSIZ, 1862 ; EISIG, 1887 ; MALAQUIN, 1893 ; RACOVITZA, 1893 ; DE SAINT JOSEPH, 1898 et 1906 ; FAUVEL, 1911, 1915, 1916, 1923 et 1959 ; FAGE, 1924 ; GRAVIER et DANTAN, 1925 et 1928 ; HERPIN, 1925-26 ; FAGE et LEGENDRE, 1927 ; OKADA, 1937 ; RULLIER, 1954) ont signalé un dimorphisme sexuel chez certaines Annélides Polychètes. Ce dimorphisme sexuel apparaît plus particulièrement chez ceux qui présentent des transformations somatiques importantes au moment de la maturité génitale (épitoque de certains Nereidae, stolonisation de certains Syllidae), mais aussi chez des individus ne présentant pas de modification particulière au cours de la sexualisation (Capitellidae).

Dans tous les cas, les caractères sexuels se manifestent au moment de la maturité sexuelle et sont localisés à des niveaux bien précis du corps de l'animal.

Le dimorphisme peut apparaître au niveau de la tête (antennes de certains Autolytinae mâles, mâchoires chez Micronereis variegata), au niveau de l'orifice servant à l'évacuation des produits génitaux (crochets copulateurs de M. variegata, soies copulateurs de certains Capitellidae, papilles, urites, poches génitales du pygidium de certains Nereidae) ou au niveau des parapodes (cirres parapodiaux renflés ou crénelés de certains Nereidae). Il peut se manifester aussi par une différence de couleur (souvent due simplement aux produits génitaux vus par transparence), de taille des individus mâles et femelles, ou sur la transformation d'un nombre plus ou moins important de métamères au moment de la maturité sexuelle (Heteronereis) (tableau 1).

Les problèmes de la nature, du rôle et du déterminisme des transformations somatiques liées au sexe ont été abordés chez certaines espèces par quelques auteurs.

1) Nature des formations sexuelles secondaires

Le problème de la nature des formations sexuelles a été abordé dans un certain nombre de cas par l'étude histologique de celles-ci. Les résultats obtenus soulignent leur diversité. Certaines sont des éléments chitineux (mâchoires, crochets copulateurs de M. variegata, RULLIER 1954 ; soies copulateurs de Capitellidae, EISIG, 1887), tandis que d'autres sont des

TABLÉAU 1

Dimorphisme sexuel chez les Néridiens (Annélides Polychètes)
(d'après GRAVIER et DANTAN, 1928 ; FAUVEL, 1923 ; PAGE et LEGENDRE, 1927).

Espèces	Région transformée (hétéronéridienne)	Cirres parapodiaux transformés	Pygidium
<i>Microneis variegata</i> ^m Claparède	♂ : ♀ :	-----	-----
<i>Leptonereis glauca</i> Claparède	♂ : M (16e au 45e S) ♀ : O (léger allongement des soies en arêtes)	od foliacés (2e au 4e S) O	urites O
<i>Nereis longissima</i> Gravier et Dantan	♂ : M (8e au 28e S) ♀ : -	od et cv crénelés (8e au 28e S) -	poches génitales -
<i>Nereis pelagica</i> Linnaé	♂ : P (à partir 17e S) ♀ : P (à partir 18e-20e S)	od et cv renflés (1e au 7e S) od crénelés (à partir 17e S) od et cv renflés (1e au 5e S)	papilles O
<i>Nereis scotta</i> Malmgren	♂ : P (à partir 15e S) ♀ : P (à partir 17e S)	od et cv renflés (1e au 7e S) od crénelés (à partir 15e S) -	papilles O
<i>Nereis rava</i> Ehlers	♂ : P (à partir 15e S) ♀ : P (à partir 18e S)	od et cv renflés (1e au 7e S) od crénelés (à partir 15e S)	papilles O
<i>Nereis irrorata</i> Malmgren	♂ : P - ♀ : P (à partir 34e S)	od et cv renflés -	papilles O
<i>Nereis fucata</i> Savigny	♂ : P (à partir 23e S) ♀ : P (à partir 21e S)	od et cv renflés (2e au 7e S) od crénelés (à partir 23e S) -	papilles O
<i>N. (Eunereis) longissima</i> Johston	♂ : P (à partir 35e-38e S) ♀ : P (à partir 46e-47e S)	- -	papilles O
<i>Perinereis cultrifera</i> Grube	♂ : P (à partir 17e-18e S) ♀ : P (à partir 19e-20e S)	od et cv renflés (1e au 7e S) od crénelés (à partir 17e-18e S) od et cv renflés (1e au 7e S)	papilles O
<i>Perinereis olivacea</i> Herd	♂ : P (à partir 20e S) ♀ : P (à partir 20e S)	od et cv renflés (1ere S) od crénelés (à partir 20e S) -	papilles O
<i>Perinereis macrogus</i> Claparède	♂ : M (à partir 20e S) ♀ : M (à partir 20e S)	od renflés (1e au 7e S) od crénelés (O) od renflés (1e au 7e S)	poches génitales O
<i>Perinereis Marionii</i> Audouin et Edwards	♂ : M (20e au 70e S) ♀ : M (20e au 70e S)	od crénelés (20e au 70e S) -	urites O
<i>P. (Erete) tenuisetis</i> Fauvel	♂ : M (28e au 10e S) ♀ : M (épithèque incomplète)	od renflés (1e au 7e S) cv renflés (1e au 5e S) O	papilles O
<i>Platynereis dumerilii</i> Audouin et Edwards	♂ : P (à partir 16e S) ♀ : P (à partir 21e-22e S)	od renflés (1e au 7e S) od crénelés (à partir 16e S) od renflés (1e au 5e S)	papilles O
<i>Platynereis coccinea</i> Delle Chiaje	♂ : P ♀ : P	od falciformes (1e au 7e S) -	- -
<i>Nereis falsa</i> Quatrefoies	♂ : P (à partir 20e S) ♀ : P (à partir 28e S)	od renflés (1e au 7e S) od crénelés (à partir 20e S) O	- -
<i>N. (Neanthes) funchalensis</i> Langerhans	♂ : P (à partir 20-25e S) ♀ : P (à partir 20-25e S)	od foliacés (1e-2e S) od crénelés (à partir 25e S) -	tubes anaux tubes anaux

^m crochets copulateurs ; mâchoires bifurquées

od, cirre parapodial dorsal ; cv, cirre parapodial ventral ; M, transformation hétéronéridienne au niveau de la région moyenne ; P, transformation hétéronéridienne au niveau de la région moyenne et postérieure ; S, segment ; O, pas de transformation ; -, non décrit.



expansions épidermiques soit creuses et souvent remplies de spermatozoïdes (papilles pygidiales, poches génitales de Nereidae, GRAVIER et DANTAN, 1928 ; DEFRETIN, 1949), soit enveloppant un nerf axial et contenant de nombreuses cellules sensorielles (antennes bifides d'Autolytinae mâles ; GIDHOLM, 1965).

L'édification de ces formations a été suivie dans quelques cas seulement (M. variegata, RULLIER, 1954 ; Capitellidae, EISIG, 1887). Par contre, les cirres parapodiaux transformés des Néréidiens n'ont jamais fait l'objet de recherches histologiques ; de même le mode de formation des antennes bifides, des papilles pygidiales et des poches génitales est ignoré.

2 - Rôle des formations sexuelles secondaires

L'intervention des soies copulatoires (Capitellidae), crochets copulatoires et mâchoires (Micronereis variegata) au moment de la copulation semble bien établie (EISIG, 1887 ; FAUVEL, 1923 ; RULLIER, 1954). Par ailleurs, GRAVIER et DANTAN (1928), HERPIN (1929) , FAGE et LEGENDRE (1927), DEFRETIN (1949), HOFMANN(1964) ont montré que les papilles pygidiales, les urites et les poches génitales des Néréidiens servent à l'émission des spermatozoïdes.

Par contre, le rôle que pourraient jouer les antennes bifides d'Autolytinae mâles dans l'attraction sexuelle (réception de stimuli chimiques) bien que pressenti récemment par GIDHOLM (1965) n'a pas encore été démontré expérimentalement. D'autre part, la fonction des cirres parapodiaux transformés des Néréidiens est inconnue.

3 - Déterminisme des caractères sexuels secondaires

Le problème du déterminisme des caractères sexuels secondaires n'a été abordé que chez quelques Autolytinae (OKADA, 1937 ; DURCHON et WISSOCQ, 1964) et chez Micronereis variegata (RULLIER, 1954). Cependant, aucune des hypothèses avancées par les auteurs n'a pu être démontrée indubitablement.

L'étude bibliographique des travaux relatifs aux caractères sexuels secondaires chez les Annélides Polychètes montre qu'il existe un dimorphisme sexuel dans au moins trois familles (Nereidae, Syllidae, Capitellidae). L'analyse des résultats obtenus permet d'établir notre ignorance en ce qui concerne le déterminisme précis des caractères décrits, la nature et le rôle de la

plupart des formations somatiques liées au sexe et notamment de celles n'intervenant pas dans l'émission des produits génitaux telles que les antennes bifides d'Autolytinae mâles, les crénelures et les renflements des cirres parapodiaux de Nereidae. Les exigences de la méthode expérimentale (abondance du matériel, facilités opératoires) nous ont conduite à aborder les problèmes posés par les caractères sexuels secondaires chez les Nereidae, groupe chez lequel d'ailleurs le rôle de certaines transformations somatiques liées au sexe restait encore énigmatique (cirres parapodiaux transformés).

Nous étudierons donc dans une première partie la nature de ces formations chez les Néréidiens en considérant d'abord la morphologie, l'histologie (Chapitre I), l'ultrastructure (Chapitre II), l'histochimie (Chapitre III) des cirres parapodiaux, puis la morphologie, l'histologie et l'ultrastructure du pygidium (Chapitre IV).

Dans la seconde partie sera traité le rôle des formations sexuelles secondaires et notamment de celles apparaissant au niveau des cirres parapodiaux.

La troisième partie sera consacrée à l'étude du déterminisme des caractères sexuels secondaires.

MATERIEL ET TECHNIQUES

I - MATERIEL *

Trois espèces ont été utilisées dans ce travail : Nereis pelagica L., Perinereis cultrifera G. et Platynereis dumerilii Aud. et M. Edw.

A - NEREIS PELAGICA LINNE

Les N. pelagica proviennent de Wimereux (Pas-de-Calais) où elles se reproduisent de fin janvier à mars. Leur cycle biologique s'étend sur deux ans ; les produits génitaux sont libérés dans le coelome à la fin de la première année et la maturité sexuelle est atteinte à deux ans.

B - PERINEREIS CULTRIFERA GRUBE

Les P. cultrifera (race avec épitoque) ont été récoltées à Wimereux (avant l'hiver 1962-63), puis à Roscoff (Finistère) et à Luc-sur-Mer (Calvados). Ces ^{Nereis} vivent trois ans et sexualisent, pour les mâles, à deux ans et demi, et pour les femelles la deuxième année (HERPIN, 1925 ; DURCHON, 1952).

Les essaimages ont lieu de mai à juillet.

C - PLATYNEREIS DUMERILII AUDOUIN ET MILNE EDWARDS

Les Pl. dumerilii immatures ont été recueillies par dragage (Arcachon), tandis que les ^{individus} en essaimage ont été capturés à Arcachon (1965) et à Luc-sur-Mer (1966 à 1969) de fin juin à août, lors de pêches de nuit effectuées au moment des premiers et derniers quartiers lunaires.

*

Nous tenons tout particulièrement à remercier Monsieur DEFRETIN, Directeur de l'Institut de Biologie Maritime et Régionale de Wimereux, Monsieur LUBET, Directeur de la Station Biologique de Luc-sur-Mer, Monsieur TEISSIER, Directeur de la Station Biologique de Roscoff, Monsieur WEIL, Directeur du Laboratoire de Biologie Marine d'Arcachon, Monsieur CAZAUX, Maître-Assistant au même laboratoire, ainsi que nos collègues et le personnel de ces différents laboratoires, pour l'aide qu'ils nous ont apportée dans la récolte du matériel.

II - TECHNIQUES

A - TECHNIQUES D'ELEVAGE

Les Nereis sont isolées au laboratoire dans des cristallisoirs recouverts d'un opercule et contenant du sable de Fontainebleau et 200 ml environ d'eau de mer filtrée, renouvelée régulièrement. Les ^{animaux} sont maintenus à la température de 12-14° C et nourris à l'aide d'Entéromorphes

B - TECHNIQUES HISTOLOGIQUES ET HISTOCHIMIQUES

1 - Microscopie photonique

a) Techniques histologiques

Après anesthésie (5-10 minutes dans une solution de chlorure de magnésium à 77,7 g par litre d'eau distillée) ou non les Nereis sont fixées pour l'étude histologique au Bouin aqueux ou au mélange Bouin Hollande avec ou sans acide acétique ou au formol 10 % dans de l'eau distillée ou de l'eau de mer (formol salé) ou au Carnoy. Les pièces sont incluses dans la paraffine et débitées en coupes sériées de 4 à 7 μ , transversales ou longitudinales (sagittales ou frontales). Les coupes sont colorées par une des techniques suivantes : Cleveland-Wolff, Hémalum-éosine, glychémalun-éosine, hématoxyline ferrique selon P. Masson et réaction nucléaire de Feulgen-Rossenbeck.

La mise en évidence des cellules sensorielles a été effectuée soit par la technique de Maillet (1959) modifiée par DEMAL et GILLOTEAUX (1966), soit par coloration vitale au bleu de méthylène (1 à 0,5 % dans de l'eau de mer).

b) Techniques histochimiques

Elles seront exposées ultérieurement (Chapitre III).

2 - Microscopie électronique

Les Nereis sont fixées, après anesthésie, soit au tétr oxyde d'osmium 2 % tamponné selon MILLONIG (1962), soit au glutaraldéhyde (6,5 %, 3 % ou 2 %) dans un tampon phosphate à pH 7 (SABATINI et al., 1963) suivie d'une post-fixation au tétr oxyde d'osmium dans le même tampon. L'inclusion est effectuée dans l'Epon 812 (LUFT, 1961) ou dans l'Araldite M ou CY 212. Les

coupes ultrafines sont contrastées par le plomb selon la méthode de REYNOLDS (1963) précédée d'une coloration par l'acétate d'uranyle en solution alcoolique. Les observations ont été effectuées au microscope électronique Siemens Elmiskop 1 A.

C - TECHNIQUES EXPERIMENTALES

L'expérimentation a été conduite dans la plupart des cas sur des individus anesthésiés au chlorure de magnésium (77,7 g par litre d'eau distillée) à l'aide d'instruments de microchirurgie (ciseaux de Paschef ou de Wecker, de pinces fines et de microscalpels) sous contrôle microscopique binoculaire.

Dans tous les cas, l'épitoque expérimentale est obtenue par ablation du prostomium suivant la technique de DURCHON (1952). L'âge et le sexe des individus opérés sont déterminés par examen microscopique d'une ponction coelomique (DURCHON, 1952).

Les mâles sont répartis en trois catégories :

- mâles à spermatocytes groupés en amas moruliformes (mâles d'un an, N. pelagica ; de deux ans, P. cultrifera)
- mâles à spermatocytes groupés en masses ovalaires (mâles d'un an et demi, N. pelagica ; de deux ans et demi, P. cultrifera)
- mâles à spermatides et spermatozoïdes (mâles de deux ans, N. pelagica ; de trois ans, P. cultrifera).

Les femelles sont classées suivant le diamètre moyen de leurs ovocytes. Les plus petits ovocytes identifiés par cette méthode ont un diamètre de 10 μ (N. pelagica d'un an environ ; P. cultrifera de deux ans environ). A maturité, le diamètre ovocytaire atteint 200 μ environ (N. pelagica), 250 à 350 μ (P. cultrifera), 150-170 μ (Pl. dumerilii).

PREMIERE PARTIE

ETUDE MORPHOLOGIQUE, HISTOLOGIQUE, ULTRASTRUCTURALE
ET HISTOCHIMIQUE DES CIRRES PARAPODIAUX ET DU
PYGIDIUM DE NEREIDIENS ATOQUES ET EPITOQUES.

CHAPITRE I

ETUDE MORPHOLOGIQUE ET HISTOLOGIQUE DES CIRRES PARAPODIAUX

Avant d'aborder l'étude morphologique et histologique des cirres parapodiaux nous décrirons les parapodes atokes et épitoques des différentes espèces étudiées.

I - ETUDE MORPHOLOGIQUE DES PARAPODES (Fig. 1, Pl. I)

Les parapodes ont, pour un état donné (atoke ou épitoke), la même morphologie chez les trois espèces étudiées.

A - NEREIS ATOQUES

Les parapodes se présentent sous la forme d'expansions latérales du corps, aplaties antéro-postérieurement et disposées dans des plans transversaux perpendiculaires à l'axe du corps. Examinés à plat entre lame et lamelle, ils apparaissent constitués de deux rames (une dorsale et une ventrale) supportée chacune par un gros acicule.

La rame dorsale comprend un long cirre, une languette et un mamelon sétigère dont l'axe est occupé par un acicule.

La rame ventrale se compose de deux languettes encadrant un mamelon sétigère soutenu par un acicule et d'un cirre ventral, plus court que le cirre dorsal.

Cette disposition est constante au niveau de tous les segments du corps à l'exception toutefois des deux premiers où la rame dorsale des parapodes est réduite à un cirre et une languette, le mamelon sétigère faisant défaut.

Les soies de la rame dorsale sont groupées en un faisceau ; le type de ces soies diffère cependant suivant la région du corps ; elles sont en arêtes homogomphes dans la région antérieure et en serpes homogomphes dans la région postérieure. Par contre, les soies de la rame ventrale présentent les mêmes caractéristiques à tous les niveaux du corps. Elles sont réparties en un faisceau supérieur composé de soies en arêtes homogomphes et en serpes

TABIEAU 2

Répartition des cirres parapodiaux transformés (renflés et crénelés)
chez N. pelagica L., P. cultrifera G. et Pl. dumerilii Aud. et M. Edw.

	<u>Nereis pelagica</u>				<u>Perinereis cultrifera</u>				<u>Platynereis dumerilii</u>			
	mâles		femelles		mâles		femelles		mâles		femelles	
Région antérieure	1	R	1	R	1	R	1	R	1	R	1	R
	2	R	2	R	2	R	2	R	2	R	2	R
	3	R	3	R	3	R	3	R	3	R	3	R
	4	R	4	R	4	R	4	R	4	R	4	R
	5	R	5	R	5	R	5	R	5	R	5	R
	6	R	6	-	6	R	6	R	6	R	6	-
	7	R	↓	↓	7	R	7	R	7	R	↓	↓
	8	-	↓	↓	8	-	8	-	8	-	↓	↓
	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	
	16	-	18	-	17	-	19	-	15	-	20	-
Région postérieure (hétéroné- réidienne)	17	C	19	-	18	C	20	-	16	C	21	-
	18	C	20	-	19	C	21	-	17	C	22	-
	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓	↓
	↓	C	↓	-	↓	C	↓	-	↓	C	↓	-
	↓	Py.	↓	Py.	↓	Py.	↓	Py.	↓	Py.	↓	Py.

Les nombres indiquent le niveau du segment (1e, 2e, 3e segment) sur l'axe antéro-postérieur du corps.
C, crénelures sur les cirres parapodiaux dorsaux ; R, renflement sur les cirres parapodiaux ; Py, pygidium ; -, pas de modification des cirres parapodiaux.

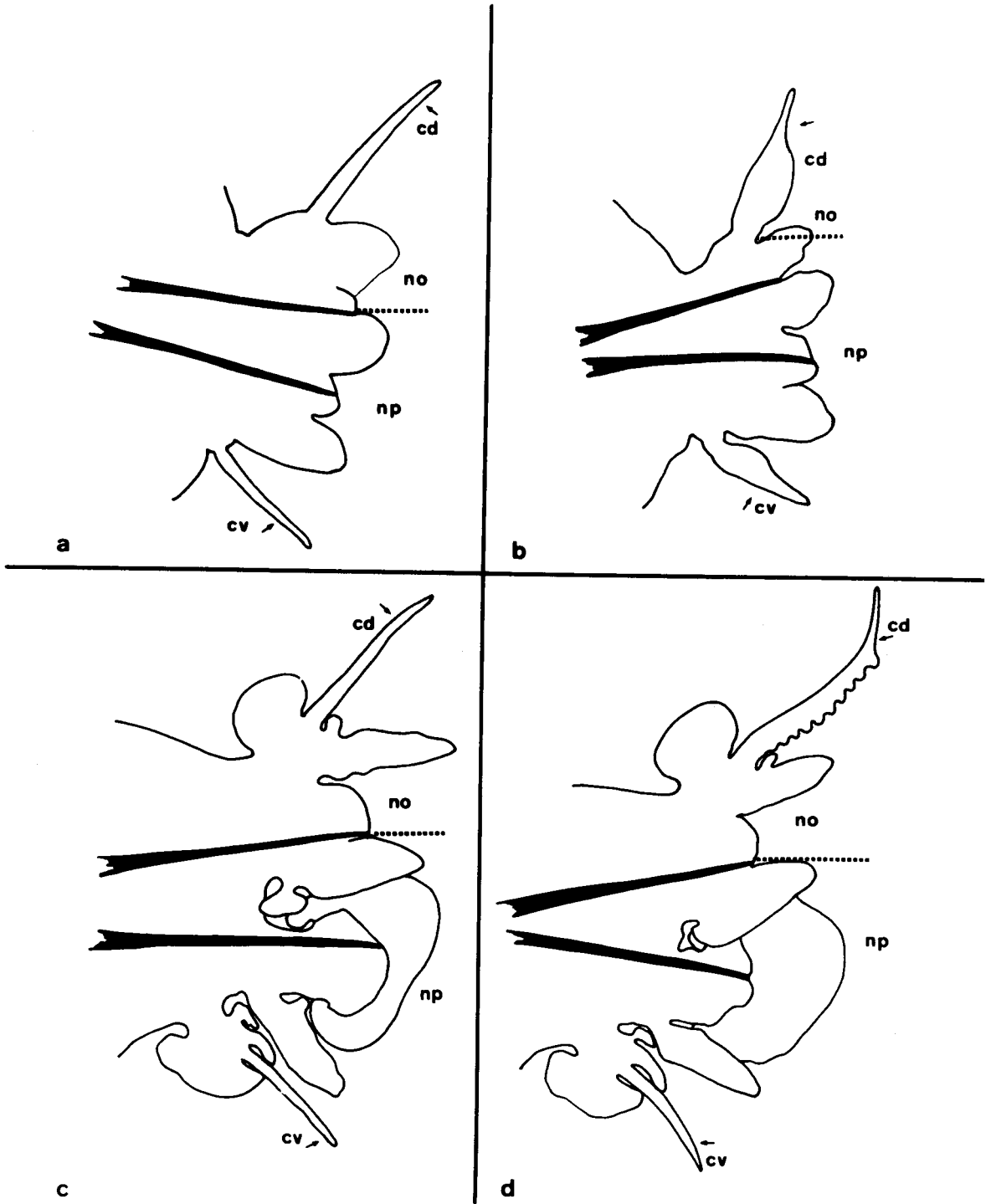
Figure 1

Parapodes de N. pelagica atouques et épitoques.

- a - Nereis atouque. Parapode de la région postérieure.
- b - Heteronereis mâle. Parapode du 2ème segment. Les cirres (dorsal et ventral) sont renflés au niveau de la face interne de la zone moyenne.
- c - Heteronereis femelle. Parapode de la région postérieure (hétéronéréidienne). Les cirres parapodiaux ne subissent aucune transformation. Remarquer la présence toutefois de lamelles parapodiales hétéronéréidiennes.
- d - Heteronereis mâle. Parapode de la région postérieure (hétéronéréidienne).
Le cirre dorsal est crénelé sur la face interne de sa zone moyenne ; le cirre ventral ne s'est pas modifié. Les lamelles parapodiales sont plus développées que chez la femelle.

cd, cirre dorsal ; cv, cirre ventral ; no, notopode ; np, neuropode ;
flèches, lamelles parapodiales.





BUS
LILLE

hétérogomphes et un faisceau inférieur comprenant des soies en arêtes hétérogomphes et en serpes hétérogomphes.

B - NEREIS EPITOQUES

Des modifications parapodiales importantes subdivisent le corps en deux régions * caractéristiques (une région antérieure peu modifiée, une région postérieure complètement transformée) (tableau 2).

- La région postérieure - Elle est caractérisée par la présence de lamelles et de soies parapodiales particulières (hétéronéréidiennes) (Fig. 1 c et d ; Pl. I, fig. c et d) jouant un rôle locomoteur important au cours de l'essaimage. D'autre part, les cirres parapodiaux dorsaux des mâles deviennent crénelés. Cette région correspond à la région sexuée de l'Annélide et débute à partir du 17-18ème segment chez N. pelagica, du 17-19ème segment chez P. cultrifera, du 16ème segment chez Pl. dumerilii mâle et du 21ème segment chez la Pl. dumerilii femelle.

- La région antérieure - Elle ne présente jamais de lamelles ni de soies parapodiales hétéronéréidiennes. Par contre, les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux de certains segments de cette région se renflent à la fois chez le mâle et la femelle, le nombre de segments transformés variant suivant le sexe et l'espèce (5 ou 7 premiers segments).

II - ETUDE MORPHOLOGIQUE DES CIRRES PARAPODIAUX

Nous envisagerons successivement la morphologie des cirres parapodiaux de Nereis atoques (âgées d'un an et demi au moins) puis celle des cirres parapodiaux d'Heteronereis.

A - CIRRES PARAPODIAUX DE NEREIS ATOQUES

1 - Forme - taille

a) Nereis pelagica

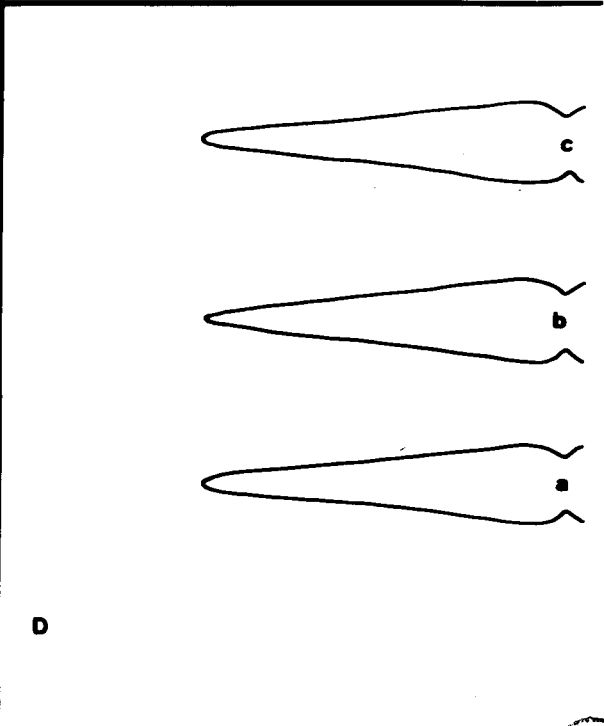
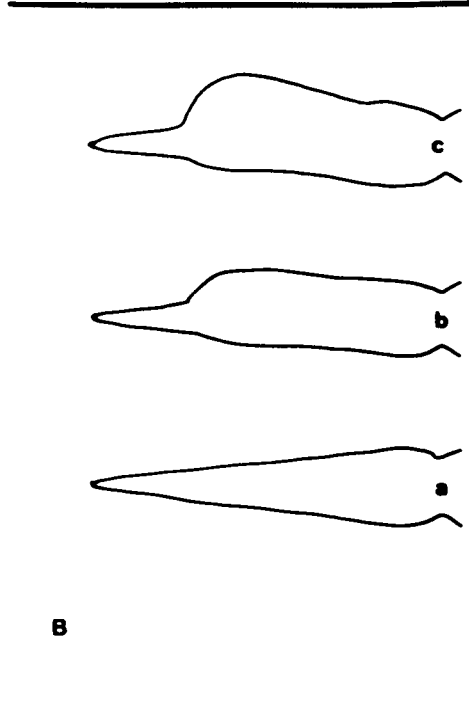
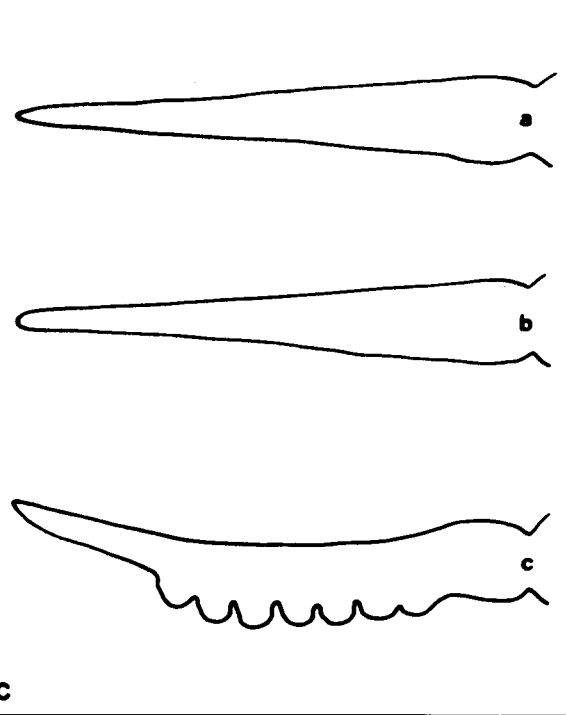
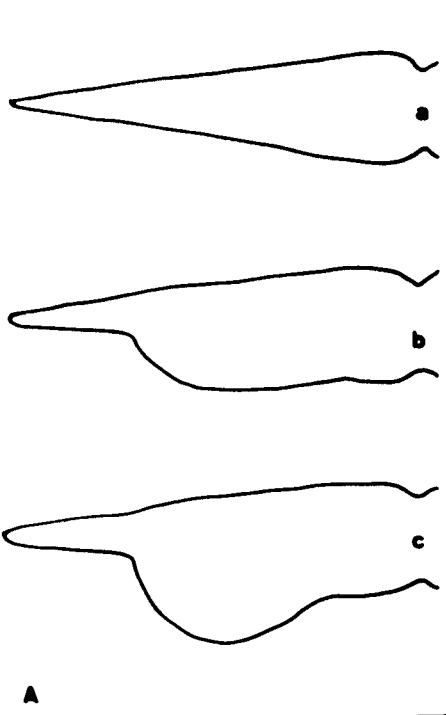
Les cirres parapodiaux sont morphologiquement semblables

* Chez certaines espèces (Leptonereis glauca, Perinereis macropus, Perinereis (Arete) tenuisetis, Nereis icosiensis, Nereis succinea, Perinereis marionii) les transformations profondes intéressent seulement la région moyenne du corps (Heteronereis à trois régions).

Figure 2

Morphologie externe des cirres parapodiaux de N. pelagica atouques et épitoques.

- A - Cirres parapodiaux dorsaux de la région antérieure (antérieure au 6ème segment pour les femelles, au 8ème segment pour les mâles).
- a - Cirre parapodial dorsal de Nereis atouque.
 - b - Cirre parapodial dorsal d'Heteronereis femelle. Le renflement est placé sur la face inférieure (= interne) de la zone moyenne du cirre.
 - c - Cirre parapodial dorsal d'Heteronereis mâle. Le renflement occupe la même zone du cirre que chez la femelle, il est cependant plus important.
- B - Cirres parapodiaux ventraux de la région antérieure.
- a - Cirre parapodial ventral de Nereis atouque.
 - b - Cirre parapodial ventral d'Heteronereis femelle. Le renflement intéresse la face supérieure (= interne) de la région moyenne du cirre.
 - c - Cirre parapodial ventral d'Heteronereis mâle. Le renflement est légèrement plus important que chez la femelle.
- C - Cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure (au delà du 20ème segment).
- a - Cirre parapodial dorsal de Nereis atouque. Il est plus long et plus effilé que le cirre parapodial dorsal de la région antérieure (voir Aa).
 - b - Cirre parapodial dorsal d'Heteronereis femelle. Il est semblable au cirre atouque (C a).
 - c - Cirre parapodial dorsal d'Heteronereis mâle. Il possède des crénelures sur la face inférieure (= interne) de sa région moyenne.
- D - Cirres parapodiaux ventraux de la région postérieure.
- a - Cirre parapodial ventral de Nereis atouque. Il est nettement plus court que le cirre dorsal correspondant (C a) mais cependant légèrement plus long et plus effilé que dans la région antérieure du corps (B a).
 - b - Cirre parapodial ventral d'Heteronereis femelle. Il n'est pas modifié.
 - c - Cirre parapodial ventral d'Heteronereis mâle. Il n'est pas modifié.



315
L111

sur tous les segments du corps des Nereis mâles et femelles atokes (Fig. 2), ils apparaissent sous la forme d'un cône dont la base présente une constriction au niveau de l'insertion du cirre sur le parapode. Leurs mensurations varient cependant le long de l'axe antéro-postérieur de l'Annélide ; les cirres dorsaux sont relativement courts et trapus dans la région antérieure (800-850 μ de long, plus grand diamètre 200-230 μ), longs et effilés dans la région postérieure (1000 μ de long, plus grand diamètre 150 μ) ; par contre, les cirres ventraux conservent pratiquement les mêmes dimensions quelle que soit la position du segment (plus grand diamètre 150 μ , longueur 700 μ environ).

b) Perinereis cultrifera et Platynereis dumerilii

Les cirres parapodiaux de ces espèces sont identiques, aux dimensions près, à ceux de N. pelagica.

2 - Ciliature

Le tégument des cirres parapodiaux dorsaux et ventraux porte un grand nombre de cils dont la disposition et la longueur, variable suivant leur emplacement sur le cirre, permettent de distinguer trois zones sur la hauteur de celui-ci (basale, moyenne, apicale) (Fig. 3).

- Zone basale du cirre - Elle correspond au quart de la longueur totale du cirre et porte les cils les plus longs. La disposition de ces derniers varie cependant suivant la nature de la face considérée (externe ou interne).

Sur la face interne du cirre (= face inférieure ou ventrale des cirres parapodiaux dorsaux, face supérieure ou dorsale des cirres parapodiaux ventraux) les cils, de taille uniforme (20 μ de longueur environ), sont groupés en petites touffes nettement espacées les unes des autres.

Sur la face externe (= face supérieure ou dorsale des cirres parapodiaux dorsaux, face inférieure ou ventrale des cirres parapodiaux ventraux), ils apparaissent en touffes intimement serrées les unes contre les autres ; d'autre part, à ce niveau, leur longueur augmente régulièrement (8 à 28 μ environ) à partir de la base du cirre et sur une hauteur de 100 μ environ, puis reste constante (20 μ) dans le reste (100-150 μ de hauteur) de la zone basale.

- Zone moyenne du cirre - Elle représente la moitié ou le tiers de la longueur totale du cirre. Tous les cils sont disposés en petites touffes espacées les unes des autres. Leur longueur est plus importante sur la face interne (4 à 6 μ) que sur la face externe (3 μ environ) ; cette différence de

Figure 3

Ciliature des cirres parapodiaux dorsaux et ventraux de N. pelagica atoque et épitoque mâle.

A - Cirre parapodial dorsal de la région antérieure atoque (a), épitoque (b).

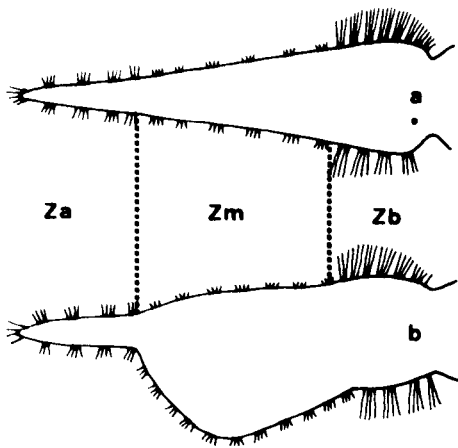
B - Cirre parapodial ventral de la région antérieure atoque (a), épitoque (b).

C - Cirre parapodial dorsal de la région postérieure atoque (a), épitoque (b).

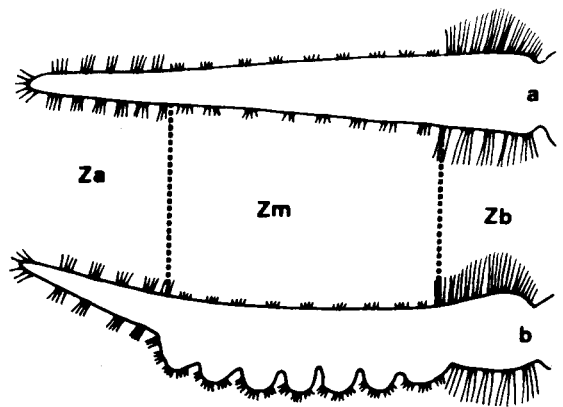
D - Cirre parapodial ventral de la région postérieure atoque (a), épitoque (b).

Les cils présentent une longueur et une disposition variable le long de l'axe proximo-distal du cirre (voir texte) et permettent de délimiter trois zones (séparées par des pointillés sur les schémas) : zone apicale (Za), zone moyenne (Zm), zone basale (Zb). La longueur des cils a été volontairement exagérée : le rapport des échelles cirre/cil est environ de : 1/3.

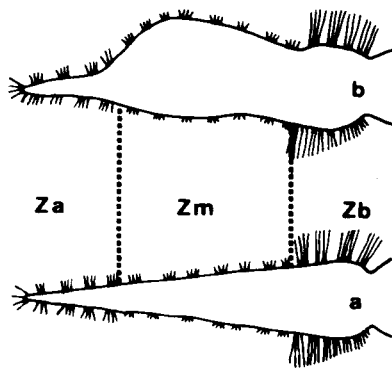




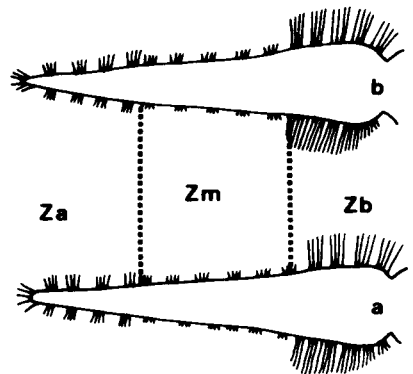
A



C



B



D



longueur est particulièrement nette pour les cirres de la région postérieure du corps.

- Zone apicale du cirre - Cette région (moitié à un tiers de la longueur totale du cirre) porte des cils répartis en touffes et dont la taille est relativement uniforme (6 à 8 μ , face externe et interne).

B - CIRRES PARAPODIAUX D'HETERONEREIS

La transformation des cirres au cours de l'épitoquie a été suivie chez les Nereis devenues épitoques naturellement et chez des individus dont l'épitoquie a été provoquée expérimentalement par décérébration. L'évolution des cirres chez ces deux types d'Heteronereis est identique et se traduit par la mise en place de différenciations importantes et variables suivant la position du cirre sur l'axe antéro-postérieur du Néréidien et suivant le sexe de ce dernier. Nous envisagerons successivement les transformations des cirres parapodiaux dans chacune des deux régions du corps (antérieure et postérieure) à la fois chez les mâles et les femelles.

1 - Cirres parapodiaux de la région antérieure

a) Nereis pelagica (Fig. 2)

La région antérieure comprend les 17 ou 20 premiers segments du corps. Seuls les cirres parapodiaux (dorsaux et ventraux) des premiers segments de cette région (soit les 7 premiers pour les mâles, les 5 premiers pour les femelles) subissent des modifications au cours de l'hétéronéréidation (tableau 2).

La transformation parapodiale se traduit par l'apparition d'un renflement sur la face interne de la zone moyenne du cirre, c'est-à-dire entre la zone basale à longs cils et la zone apicale. Ce renflement, généralement plus important chez les mâles que chez les femelles, est discernable dès le huitième jour suivant la décérébration et atteint son plein développement lors de l'hétéronéréidation (30 jours environ après la décérébration) ; à cette époque, le diamètre de la zone moyenne des cirres dorsaux a doublé (1, 3, 4, 7ème parapodes des mâles, les 5 parapodes des femelles, diamètre 200 μ environ) ou triplé (2, 5, 6ème parapodes des mâles, diamètre 300 μ environ) par rapport à celui des cirres atokes ; le renflement des cirres ventraux correspondant est toujours moins important (Fig. 2).

b) Perinereis cultrifera et Platynereis dumerilii

Les modifications sont semblables à celles observées chez N. pelagica. Toutefois, le nombre de segments concernés par cette transformation est identique chez le mâle et la femelle de P. cultrifera, les cirres parapodiaux des 7 premiers segments deviennent renflés chez cette espèce (tableau 2). D'autre part, les cirres dorsaux des mâles de Pl. dumerilii présentent, au niveau du 7ème segment, une "bifurcation" caractéristique (GRAVIER et DANTAN, 1928) (Fig. 4).



Fig. 4 - Cirre parapodial "bifurqué" du 7ème segment (Pl. dumerilii mâle).

2 - Cirres parapodiaux de la région postérieure

a) Nereis pelagica (Fig. 2)

La région postérieure, caractérisée par la présence de lamelles et soies parapodiales hétéronéréidiennes, commence à partir du 17ème-18ème segment (tableau 2). Dans cette région, seuls les cirres parapodiaux dorsaux des mâles se modifient au cours de l'hétéronéréidation, les cirres ventraux des mâles, dorsaux et ventraux des femelles ne présentent aucune évolution particulière. La transformation apparaît d'abord sous la forme d'une légère hypertrophie du bord interne de la zone moyenne du cirre au moment où les lamelles parapodiales dorsales deviennent visibles (12 jours environ après la décébration). Puis l'hypertrophie va s'accroître de façon discontinue de sorte que le renflement du cirre se présentera sous la forme d'un alignement de petits mamelons (une dizaine) donnant au cirre un aspect crénelé caractéristique. Lors de l'épitoque, le diamètre de la zone moyenne est compris entre 120 μ (entre les crénelures) et 150 μ (au niveau des crénelures) ; chaque crénelure est surmontée de touffes ciliaires, les espaces inter-crénélaires étant glabres.

b) Perinereis cultrifera et Platynereis dumerilii

L'évolution des cirres parapodiaux de la région postérieure de ces deux espèces (à partir du 17ème ou 19ème segment pour P. cultrifera - du 16ème ou 21ème segment pour Pl. dumerilii) est semblable à celle de N. pelagica (tableau 2).

III - ETUDE HISTOLOGIQUE DES CIRRES PARAPODIAUX

Nous venons de constater que la morphologie externe des cirres parapodiaux subit, au cours de l'hétéronéréidation, d'importantes modifications caractéristiques du niveau du corps auquel appartient le parapode et du sexe de l'individu. Il convient maintenant d'apprécier l'importance et la nature de cette morphogenèse par une étude histologique.

Nous décrirons tout d'abord les cirres parapodiaux atoques, puis nous exposerons les observations effectuées sur les cirres parapodiaux de Nereis épitoques.

A - CIRRES PARAPODIAUX DE NEREIS ATOQUES

Chez les espèces étudiées, les cirres parapodiaux atoques présentent, la même structure quel que soit le niveau du corps et le sexe de l'individu.

Chaque cirre parapodial est limité par une cuticule (3 μ environ d'épaisseur). L'épiderme, en contact direct avec la cuticule, est constitué d'une seule couche de cellules (4 μ de largeur, 10 μ de hauteur dans la zone basale, 6 μ dans la zone moyenne du cirre) disposées légèrement en oblique par rapport à la surface de la cuticule. Les noyaux épidermiques, le plus souvent lobés, sont allongés parallèlement à la cuticule dans la partie médiane de la cellule (Fig. 5) et (Pl. II, fig. a).

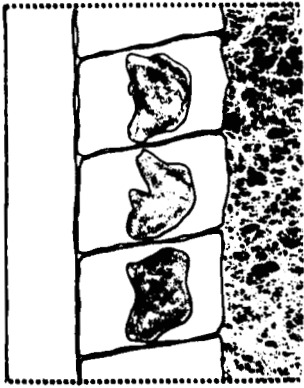
Un nerf dont le diamètre augmente progressivement de l'apex du cirre (5 à 7 μ de diamètre) vers sa base (16 μ de diamètre) occupe l'axe du cirre. Il est séparé de l'épiderme par un tissu lacunaire de nature névroglie (Pl. II, fig. a et b) au niveau duquel nous avons mis en évidence (notamment par la coloration vitale au bleu de méthylène) de nombreuses cellules nerveuses de type bipolaire. Ces neurones relient le nerf axial du cirre au tégument (Pl. III, fig. a) au niveau de bourgeons ciliés recouverts d'une cuticule mince (2 μ) ; les péricaryons allongés (25 μ x 7 μ), à noyau lobé (4,5 μ x 3 μ), sont placés à environ 30 μ de l'épiderme et 60 μ du nerf ; les dendrites et axones présentent

Figure 5

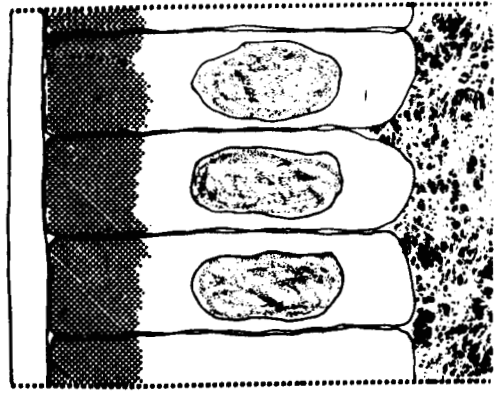
Evolution cytologique de l'épiderme du renflement des cirres parapodiaux de la région antérieure chez N. pelagica mâle après décérébration.

- a - Nereis atoque. Remarquer l'orientation des cellules épidermiques (Ep) et de leur noyau par rapport à la cuticule.
- b - 2 à 3 jours après la décérébration. Les cellules épidermiques et leur noyau se sont orientés perpendiculairement à la cuticule.
- c - 4 jours après la décérébration. Les divisions mitotiques sont fréquentes au niveau des cellules épidermiques, les plaques métaphasiques étant disposées perpendiculairement à la cuticule.
- d - 5 à 8 jours après la décérébration. Les vacuoles s'accumulent dans la région apicale des cellules épidermiques ; l'épaisseur de la cuticule a diminué de moitié.
- e - 14 jours après la décérébration. La couche vacuolaire atteint presque le noyau. A ce stade, la hauteur des cellules épidermiques a triplé par rapport au stade atoque.
- f - 30 jours après la décérébration. La sécrétion apicale a atteint le noyau de la cellule et occupe environ la moitié de la hauteur de celle-ci.

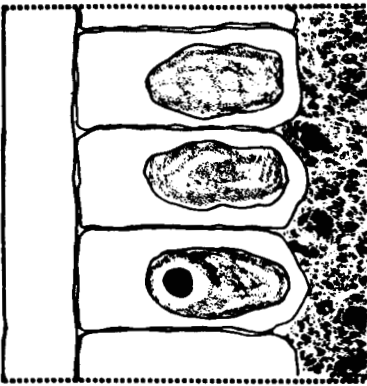




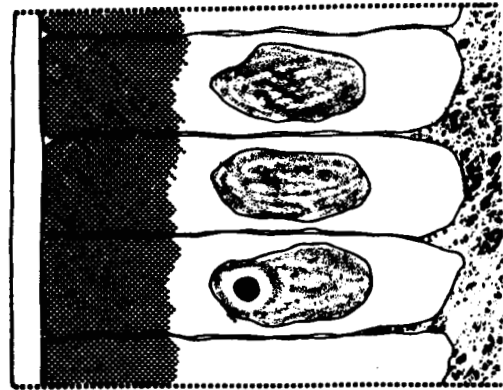
a



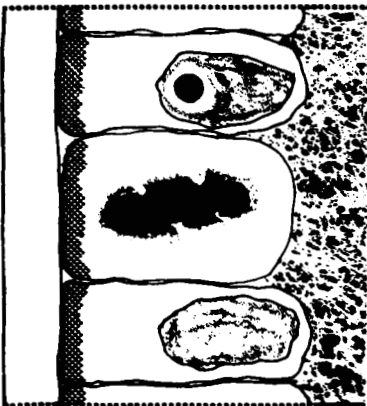
d



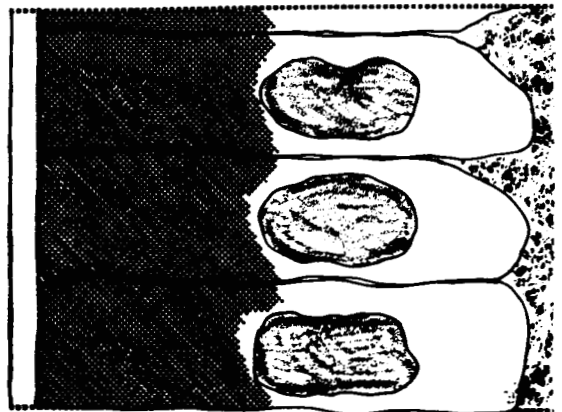
b



e



c



f

BUS
LILLE

souvent divers renflements sur leur trajet dont la localisation semble relativement constante (Pl. III, fig. a et d).

B - CIRRES PARAPODIAUX D'HETERONEREIS

Les différentes étapes de la transformation histologique des cirres parapodiaux ont pu être établies par l'étude chronologique (fixation toutes les 24 heures) de l'évolution des tissus du cirre après décérébration. Une étude parallèle, menée sur des individus en hétéronéréidation naturelle, nous a permis de constater que le comportement des tissus du cirre est semblable à celui observé au cours d'une épitoquie expérimentale.

Nous étudierons successivement les cirres parapodiaux de la région antérieure puis ceux de la région postérieure du corps de Nereis mâles et femelles en cours d' hétéronéréidation.

1 - Cirres parapodiaux de la région antérieure

a) Nereis pelagica mâles

. 2-3 jours après la décérébration

La cuticule est inchangée. L'épiderme, identique à celui des cirres atokes dans la zone apicale et basale du cirre, présente certaines modifications dans la zone moyenne. A ce niveau, les cellules épidermiques de la face interne du cirre se sont allongées de 2 à 3 μ et leur cytoplasme est devenu légèrement basophile. Les noyaux épidermiques, allongés suivant le plus grand axe de la cellule (6 x 3 μ), occupent une position basale ; ils se présentent sous trois aspects différents au niveau d'un même cirre (Fig. 5) :

- noyau clair à chromatine répartie uniformément en petites mottes,
- noyau à gros nucléole (1 μ de diamètre) excentré et entouré d'un halo périnucléolaire clair et dont la chromatine est refoulée à la périphérie, rappelant les noyaux activés des cellules régénératrices décrits par ABELOOS (1932, 1955) et BOILLY (1962, 1968 a), (Pl. II, fig. c).

- noyau présentant un enchevêtrement de filaments chromatiniens vraisemblablement en prophase de mitose.

. 4 jours après la décérébration (Pl. II, fig. d)

Des mitoses affectent de nombreuses cellules épidermiques de la région moyenne du cirre (Fig. 5 et 6) (nous avons pu dénombrer sur un même cirre jusqu'à 4 métaphases, une anaphase, deux télophases et une

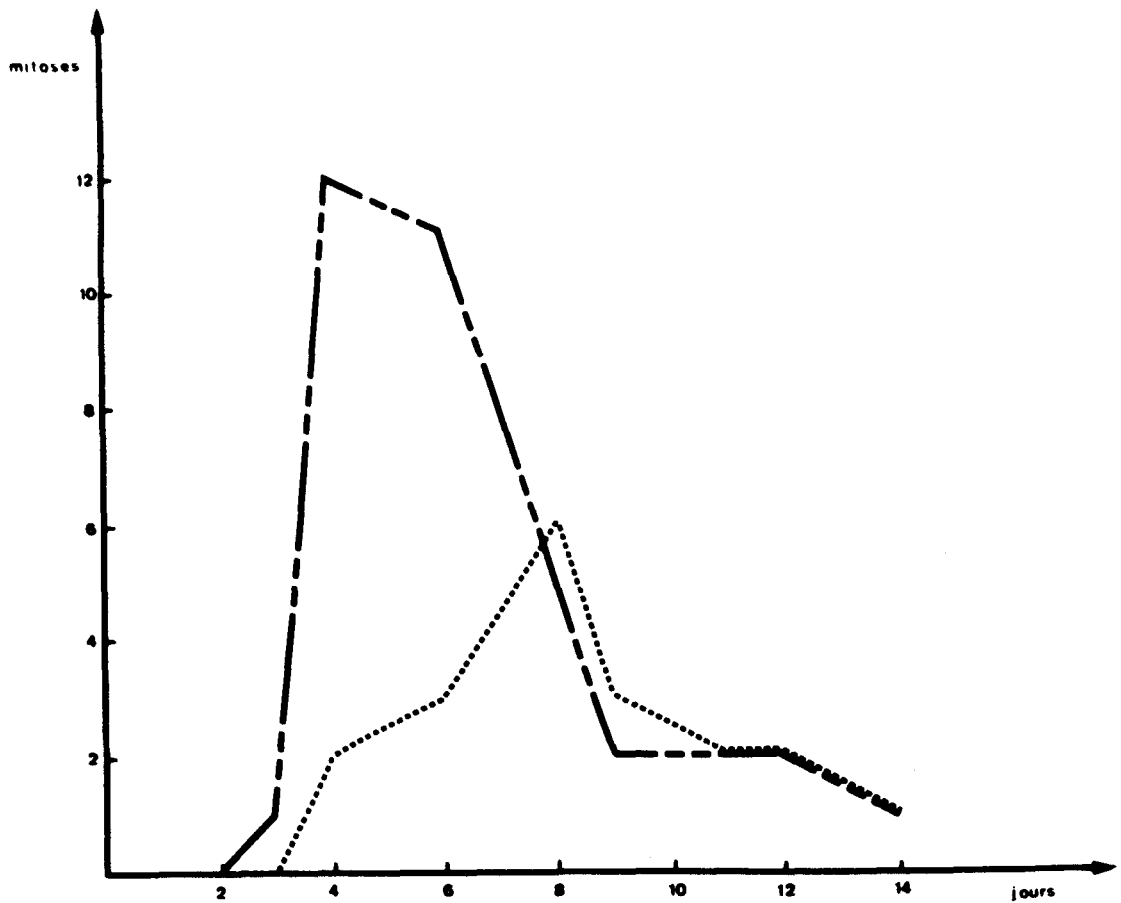


Figure 6

Profil mitotique des cirres parapodiaux antérieurs (— — — — —) et postérieurs (.....) d'une *N. pelagica* mâle en voie de transformation (renflement, crénelures) au cours de l'hétéronéridation. Chaque mesure correspond à un nombre moyen de mitoses relevé dans 7 cirres complets.



dizaine de prophases de mitose). Etant donné l'orientation des fuseaux de division (parallèles à la surface de la cuticule), elles provoquent un allongement important de l'épiderme. Certaines cellules épidermiques en interphase se distinguent par l'apparition dans leur partie apicale d'une zone vacuolaire de 3 μ d'épaisseur environ.

En dehors de la zone médiane du cirre aucune modification n'a été observée.

. 5 à 8 jours après la décérébration

L'activité mitotique se poursuit avec intensité au niveau de l'épiderme de la zone moyenne du cirre jusqu'à environ 8 jours après la décérébration et se traduit par un bombement de plus en plus accentué du tégument de la face interne du cirre. Corrélativement, la cuticule s'amincit au niveau du renflement (1,5 μ d'épaisseur) et les cellules épidermiques s'allongent considérablement (15 μ de hauteur) tout en conservant la même largeur. En outre, la couche vacuolaire apicale des cellules épidermiques en voie de transformation augmente d'épaisseur jusqu'à former une couche de 4 μ huit jours après la décérébration.

L'intense activité régnant au niveau de l'épiderme de la face interne de la zone moyenne, accompagnée d'une expansion de la masse névroglie sous-jacente semble provoquer une compression des structures situées du côté opposé au renflement et se manifestent notamment par l'aplatissement de l'épiderme et le déplacement du nerf axial du cirre. Toutefois, ces mouvements ne changent en rien les rapports morphologiques existant entre les cellules nerveuses bipolaires, le nerf axial et l'épiderme.

. 9 à 14 jours après la décérébration

L'activité mitotique des cellules épidermiques persiste bien que notablement réduite. Cependant, le renflement du cirre continue à s'accroître. A ce niveau, les cellules épidermiques se sont encore allongées bien que légèrement (17 μ de hauteur 14 jours après la décérébration) et présentent maintenant une couche vacuolaire apicale particulièrement importante (7 μ) arrivant presque au contact du noyau. La cuticule s'est encore amincie (1 μ d'épaisseur).

. 15 à 30 jours après la décérébration

Les mitoses épidermiques se font rares. Néanmoins, le renflement augmente considérablement de hauteur pendant cette période, grâce, en particulier, à l'accroissement de volume des cellules épidermiques (elles

atteignent 20 μ environ chez l'Heteronereis soit 30 jours environ après la décérébration) et à l'hypertrophie de la masse névroglie sous-jacente dont l'épaisseur augmente d'un tiers par rapport à celle enregistrée au 14^{ème} jour. Au terme de cette évolution, la moitié apicale des cellules épidermiques du renflement est occupée par un matériel de sécrétion envacuolé (soit sur une épaisseur de 9 μ environ)(Fig. 5). Les cellules nerveuses bipolaires traversent la névroglie perpendiculairement à l'axe du nerf (ce trajet étant très oblique chez les individus atiques) et maintient toujours le contact entre ce dernier et l'épiderme.

b) Nereis pelagica femelles

Les mêmes processus de transformation des cirres parapodiaux ont été observés au niveau des cinq premiers segments des femelles. Cependant, les premières manifestations histologiques de la transformation de ces cirres sont plus tardives (4-5 jours après la décérébration) que chez les mâles ; en particulier, les mitoses épidermiques ne sont abondantes qu'à partir du 7-8^{ème} jour après la décérébration. D'autre part, la sécrétion épidermique apicale est toujours plus réduite chez les femelles : chez l'Heteronereis, la couche formée par celle-ci n'atteint que 4 à 5 μ d'épaisseur (contre 9 μ pour les mâles).

c) Perinereis cultrifera et Platynereis dumerilii

L'étude histologique des cirres parapodiaux antérieurs de ces deux espèces au cours de l'hétéronéréidation a montré que les processus sont semblables à ceux décrits chez N. pelagica : intense prolifération de l'épiderme des zones en cours de renflement, puis sécrétion d'un matériel occupant la zone apicale de ces cellules.

2 - Cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure

a) Nereis pelagica mâles

. 2 à 3 jours après la décérébration

Les premières modifications se manifestent par une hypertrophie des cellules épidermiques de la face interne au niveau de la zone moyenne des cirres parapodiaux dorsaux accompagnée d'un changement d'orientation de la cellule qui se place perpendiculairement à la surface de la cuticule. Les noyaux apparaissent sous l'un des trois aspects décrits précédemment :

clair, activé et en prophase de mitose. Sur la face opposée du cirre (dorsale ou externe) les cellules épidermiques restent inchangées.

. 4 jours après la décérébration

La prolifération épidermique commence. Toutefois, contrairement à ce qui se passe dans les cirres parapodiaux de la région antérieure, la prolifération est localisée à des zones (une dizaine), alignées parallèlement à l'axe du cirre, de 45 μ de diamètre environ, séparées par des espaces de 15 μ au niveau desquels les cellules restent en interphase. A partir de ce stade, chaque zone de prolifération va se comporter comme un renflement de cirre parapodial antérieur. Les cellules épidermiques vont se diviser ; le fuseau est disposé parallèlement à la surface, augmentant ainsi la surface des zones de prolifération. Comme pour les cirres parapodiaux antérieurs, les zones basale et apicale du cirre ne présentent aucune activité.

. 5 à 8 jours après la décérébration

La multiplication des cellules épidermiques des zones de prolifération se continue activement pendant 4 à 5 jours et aboutit à l'édification de crénelures. Cependant, l'activité mitotique la plus intense observée à leur niveau est plus tardive (8ème jour) que dans le cas des cirres parapodiaux antérieurs (4ème jour) (Fig. 6). Au cours de cette morphogenèse, la cuticule recouvrant ces formations s'est amincie (1 μ d'épaisseur), les cellules épidermiques se sont allongées perpendiculairement à la surface cuticulaire (14 μ de hauteur) et ont sécrété un matériel abondant localisé dans leur partie apicale (5 μ d'épaisseur). Entre les crénelures, les cellules épidermiques ne semblent pas avoir évolué par rapport au 4ème jour après la décérébration.

Les cellules nerveuses bipolaires, particulièrement chromophiles dans les cirres en cours de transformation, apparaissent concentrées dans les crénelures mais absentes entre celles-ci (Pl. III, fig. b, c, d).

. 9 à 14 jours après la décérébration

L'activité mitotique diminue mais les crénelures continuent à s'accroître. Pendant le même temps, la sécrétion apicale occupe toute la région supranucléaire de la cellule sur une épaisseur de 6 μ .

. 15 à 30 jours après la décérébration

L'évolution observée précédemment continue pour se terminer au moment de l'épitoque consécutive à la décérébration (30 jours

environ après celle-ci). A ce stade, les crénelures se caractérisent par la présence, au niveau de leurs cellules épidermiques, d'un matériel de sécrétion occupant la moitié apicale de celles-ci (8-9 μ d'épaisseur).

b) Nereis pelagica femelles

Comme nous l'avons vu précédemment, les cirres parapodiaux de la région postérieure du corps des femelles ne montrent aucune modification particulière au cours de l'hétéronéréidation. L'étude histologique confirme ces observations. Nous avons, néanmoins, pu détecter quelques mitoses épidermiques au niveau de la face interne des cirres après le 8ème jour suivant la décérébration.

c) Perinereis cultrifera et Platynereis dumerilii

L'étude des cirres de ces deux espèces nous a permis de constater que l'évolution des crénelures au cours de l'hétéronéréidation est comparable à celle décrite chez N. pelagica.

IV - DISCUSSION

Au cours de l'hétéronéréidation, certains cirres parapodiaux subissent des modifications dont la nature varie en fonction de leur position sur l'axe antéro-postérieur du corps et du sexe de l'individu. On assiste à l'apparition de crénelures sur les cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure du corps (caractérisée par la présence de lamelles et de soies parapodiales hétéronéréidiennes) des mâles, et de renflement sur les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux de la région antérieure du corps des mâles et des femelles. Ces modifications se rencontrent chez toutes les formes épitoques de Nereis ; seule leur localisation antéro-postérieure est, pour un sexe donné, spécifique. C'est ainsi que chez les mâles, les crénelures apparaissent sur les cirres dorsaux à partir du 17ème (N. pelagica, P. cultrifera) ou 16ème segment (Pl. dumerilii) dans la région correspondant à la partie postérieure hétéronéréidienne, alors que les renflements sont localisés sur les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux des 7 premiers segments de la région antérieure (N. pelagica, Pl. dumerilii, P. cultrifera). Chez les femelles, seuls les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux des 5 (N. pelagica, Pl. dumerilii) ou 7 (P. cultrifera) premiers segments de cette région présentent des modifications (renflement).

L'étude morphologique et histologique de l'évolution de cirres parapodiaux au cours de l'hétéronéréidation montre, d'autre part, que la zone du cirre sur laquelle apparaissent le renflement ou les crénelures est toujours strictement localisée à la face interne de la zone moyenne du cirre, caractérisée par la présence de cils dont la longueur et la répartition la distingue nettement des autres parties du cirre. Toutes les formations ciliaires du cirre sont associées à des cellules nerveuses bipolaires reliant le tégument au nerf axial du cirre et dont l'aspect rappelle beaucoup celui des cellules présumées sensorielles décrites chez d'autres Annélides Polychètes (JOURDAN, 1887 et 1892 ; RETZIUS, 1892 ; LANGDON, 1900 ; STOLTE, 1932 ; SMITH, 1957 ; HORRIDGE, 1963 ; DORSETT, 1964 ; GIDHOLM, 1965 ; LAWRY, 1967). Aucune différence particulière n'apparaît cependant entre les neurones bipolaires innervant la face interne de la zone moyenne des cirres parapodiaux où se développe le renflement ou les crénelures et ceux en relation avec les autres parties du cirre. La différenciation des renflements et des crénelures apparaît néanmoins liée à la présence de ces éléments nerveux : en particulier, on constate que les neurones bipolaires sont toujours présents dans les crénelures mais absents dans les zones situées entre celles-ci. En effet, au niveau où ces éléments nerveux pénètrent dans le tégument, l'épiderme prolifère activement par divisions mitotiques peu après le déclenchement de l'hétéronéréidation par décérébration (3 jours après décérébration chez les mâles, 5 jours chez les femelles) ; par contre, là où il y a absence des cellules nerveuses bipolaires, les cellules épidermiques restent en interphase ; un certain nombre de crénelures (une dizaine) se trouvent donc édifiées le long de la face interne de la zone moyenne des cirres parapodiaux dorsaux postérieurs des mâles à raison d'une crénelure par zone de prolifération.

Au niveau de la face interne des cirres dorsaux et ventraux des premiers segments de la région antérieure des mâles et des femelles il n'existe qu'une seule zone de prolifération allongée sur toute la face interne de la zone moyenne de ces cirres. Il semble que, dans cette région, la faible distance existant dans le tégument entre les différents faisceaux de cellules nerveuses bipolaires rendent compte de l'absence de zones de non prolifération. En effet, le nombre de faisceaux nerveux, bien que difficile à évaluer en raison de l'épaisseur des renflements, apparaît du même ordre de grandeur que dans l'ensemble des zones crénelées si l'on tient compte en particulier, comme HORRIDGE (1963) pour d'autres structures (nerf parapodial chez Harmothoë), du type d'axones et du diamètre du nerf auquel sont rattachés les faisceaux. Etant donné la différence de longueur importante existant entre les zones moyennes des cirres parapodiaux

dorsaux de la région antérieure (350 μ) et de ceux de la région postérieure du corps (450 μ), on conçoit facilement que la densité en faisceaux soit plus importante dans les cirres parapodiaux de la région antérieure que dans ceux de la région postérieure. Ceci se traduirait, pour ces deux formations, par un type de prolifération différent dans leur zone moyenne, aboutissant à la mise en place de crénelures sur les cirres dorsaux postérieurs et de renflement sur les cirres dorsaux et ventraux antérieurs.

On peut néanmoins assimiler les renflements antérieurs à de grosses crénelures puisque ces deux formations résultent de l'activité mitotique de l'épiderme de la face interne des zones moyennes des cirres parapodiaux. D'autre part, dans les deux cas, la prolifération épidermique, maximum à 4 (cirres parapodiaux antérieurs) ou 8 jours (cirres parapodiaux dorsaux postérieurs) se réduit progressivement sans que pour autant la croissance de crénelures et renflement en soit affectée. En effet, elle se trouvera en quelque sorte relayée par l'augmentation de volume des cellules épidermiques concernées par la morphogenèse et une expansion de la masse névroglie sous-jacente qui tend à repousser le nerf axial du cirre du côté opposé. Corrélativement les cellules épidermiques manifestent une intense activité sécrétrice se traduisant, en particulier, par l'accumulation dans leur zone apicale d'un important matériel vacuolaire dont le volume atteint, lors de l'épitoquie, la moitié de celui de la cellule épidermique (soit une couche de 9 μ d'épaisseur).

V - CONCLUSION

Chez les Nereis, l'hétéronéréidation se traduit pas l'édification, sur la face interne de la zone moyenne, de certains cirres parapodiaux dorsaux et ventraux, de renflements dont la morphologie et la position sur l'axe antéro-postérieur du corps sont caractéristiques du sexe. Les mâles présentent à la fois des crénelures sur les cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure (hétéronéréidienne) du corps et des renflements sur les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux des premiers segments de la région antérieure du corps. Les femelles ne possèdent que des renflements, identiques à ceux des mâles bien que généralement moins importants, sur les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux des premiers segments de la région antérieure dont le nombre peut être différent de celui observé chez le mâle.

Le dimorphisme sexuel s'exprime donc chez les Nereis à épitoquie et au niveau parapodial par :

- la présence (mâles) ou l'absence (femelles) de crénelures sur les

cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure du corps.

- la localisation (et dans une certaine mesure l'importance) des renflements sur les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux de la région antérieure du corps.

Dans tous les cas, la mise en place des crénelures et des renflements semble liée à la présence de certaines cellules nerveuses bipolaires pénétrant dans le tégument ; elle résulte de la prolifération de l'épiderme par mitoses et de l'augmentation de volume des cellules épidermiques (corrélative d'une activité sécrétoire intense) et de la masse névroglie sous-jacente.

CHAPITRE II

ETUDE ULTRASTRUCTURALE DES CIRRES PARAPODIAUX

L'ultrastructure des cirres parapodiaux d'Annélides Polychètes est peu connue. Depuis notre premier travail (BOILLY-MARER, 1966 b) seul LAWRY (1967) s'est penché sur l'étude de ces formations. L'intérêt présenté par les cirres parapodiaux en tant que récepteur sensoriel hautement différencié d'une part et par le fait qu'ils subissent, chez les Néréidiens au moins, d'importantes modifications lors de l'épitoquie d'autre part, nous a conduit à étudier l'ultrastructure des cirres atokes de quelques Néréidiens et à suivre l'évolution cytologique de leurs éléments au cours de l'hétéronéréidation.

I - OBSERVATIONS

Nous examinerons successivement les cirres parapodiaux de Nereis atokes puis ceux de Nereis à différents stades de l'hétéronéréidation.

A - CIRRES PARAPODIAUX DE NEREIS ATOQUES

L'ultrastructure des cirres parapodiaux est semblable à tous les niveaux du corps pour les trois espèces étudiées (N. pelagica, P. cultrifera, Pl. dumerilii). Nous considérerons successivement la cuticule, l'épiderme, le nerf axial, la névroglie et les neurones bipolaires reliant le nerf au tégument.

1 - La cuticule

La cuticule des cirres parapodiaux présente une ultrastructure analogue à celle qui a déjà été signalée pour d'autres niveaux du corps d'Annélides Polychètes (EAKIN et WESTFALL, 1964 ; PILATO, 1964 ; BRÖKELMANN et FISCHER, 1966 ; BOILLY, 1966 et 1967 ; STORCH et WELSCH, 1970).

Elle apparaît constituée de deux zones traversées par des microvillosités épidermiques, une zone externe (apicale) d'aspect granuleux, une zone interne (basale) contenant notamment de grosses fibres disposées parallèlement à la surface de la cuticule (Pl. IV).

a) Zone apicale

Elle apparaît très plissée superficiellement (Pl. V, fig.a) et formée essentiellement d'un matériel d'aspect fibro-granulaire, peu dense aux électrons, dans lequel s'insinuent quelques fibres provenant vraisemblablement de la zone sous-jacente. Elle est limitée extérieurement par un revêtement mince, représenté par une couche de substance très dense aux électrons de 180 Å environ d'épaisseur, surmontée d'une membrane de type unitaire (90 Å d'épaisseur) dont la présence à ce niveau reste inexplicable (Pl. V, fig. b). Au niveau des plis, nous avons pu mettre en évidence de nombreuses formations tubulaires (150 Å de diamètre) disposées régulièrement suivant des strates parallèles à la surface du pli (Pl. V, fig. c).

b) Zone basale

Cette zone constitue pratiquement les deux tiers de l'épaisseur de la cuticule. Elle est caractérisée par la présence de fibres opaques aux électrons, noyées dans un matériel granuleux de densité électronique relativement faible. Ces formations sont disposées régulièrement en lits superposés (10 à 15 lits dans la zone moyenne du cirre), parallèles à la surface de la cuticule (Pl. IV et Pl. V, fig. a) ; la direction des fibres alterne d'un angle voisin de 90° d'un lit à l'autre de sorte que les fibres de deux lits consécutifs décrivent un réseau à mailles quadrangulaires dont le centre est occupé par une microvillosité épidermique. L'ensemble des fibres et des microvillosités baigne dans une substance granulaire. Dans la partie la plus interne de la zone basale la structure de la cuticule présente quelques modifications. A ce niveau, les fibres, plus fines, sont disposées irrégulièrement ; elles apparaissent séparées de l'épiderme par une zone très mince contenant des vésicules claires et des grains allongés se présentant sur certaines préparations sous l'aspect de tubules très courts.

2 - L'épiderme

L'épiderme est constitué d'une couche unique de cellules dont l'aspect est relativement uniforme sur toute la superficie du cirre.

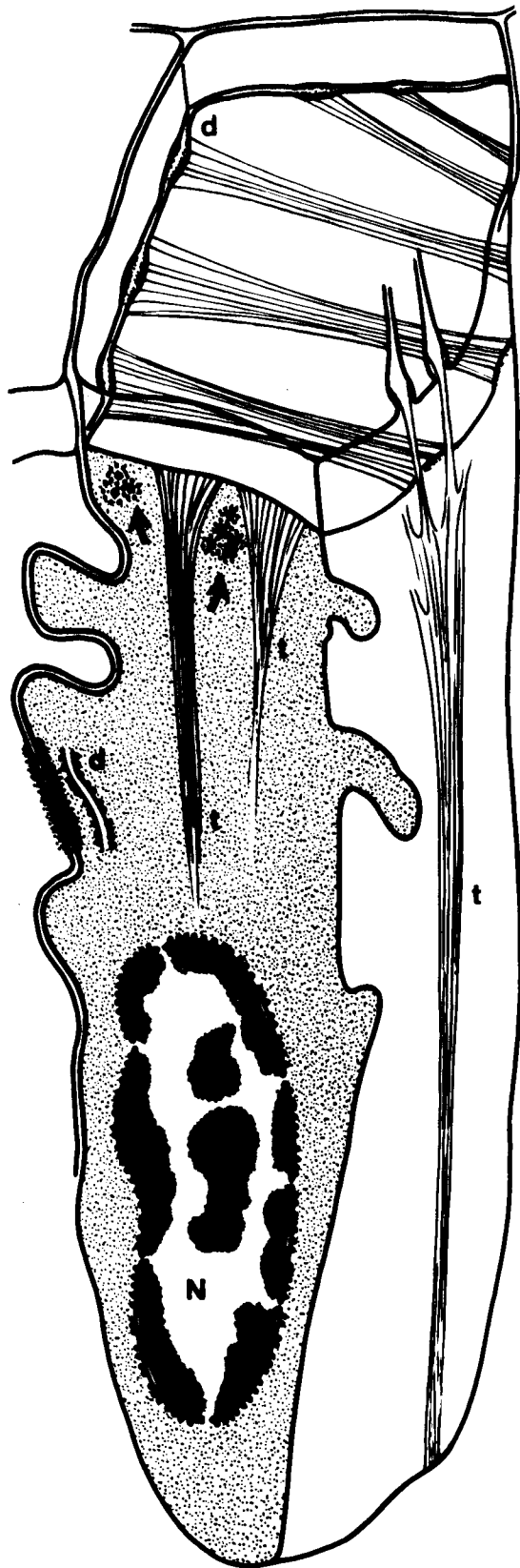
Les cellules épidermiques sont solidement fixées entre elles par engrenement de leur paroi latérale et grâce à la présence de nombreux desmosomes de deux types différents : des desmosomes du type "Macula adherens" (FARQHAR et PALADE, 1963) mais dépourvus de densifications longitudinales intercellulaires, des desmosomes septés (Pl. VI et VII). Elles se caractérisent

Figure 7

Cellule épidermique de cirre parapodial de N. pelagica.

Remarquer la disposition du cytosquelette tonofilamentaire (t), et les structures superficielles de type myofilamentaire (flèche). d, desmosome ; N, noyau.





en outre par la présence dans leur cytoplasme d'un important cytosquelette constitué de faisceaux de tonofilaments dont certains sont tendus parallèlement à la surface de l'épiderme entre les desmosomes non septés et d'autres disposés perpendiculairement à celle-ci ; ces derniers pénètrent, dans leur partie apicale, à l'intérieur de la base des microvillosités (Fig. 7).

La répartition des organites cytoplasmiques à l'intérieur des cellules épidermiques permet de distinguer deux parties dans celles-ci : une partie basale, une partie apicale.

La partie basale des cellules épidermiques est occupée par un noyau, très lobé, et les organites classiques de la cellule, réticulum endoplasmique, mitochondries, ribosomes et dictyosomes (principalement dans la région supra-nucléaire) (Pl. VI).

La partie apicale présente certaines particularités. Elle se caractérise essentiellement par la présence de corps multivésiculaires, de nombreuses vacuoles et des formations filamenteuses évoquant des myofilaments. Les vacuoles, dont certaines semblent manifestement dériver des saccules golgiens (Pl. VI) sous-jacents, ont des tailles ($0,07 \mu$ à $0,25 \mu$) et une densité électronique variables ; certaines d'entre elles, les plus superficielles, contiennent de nombreuses sphérules claires noyées dans une matrice dense aux électrons (Pl. VI et IX b). Les formations filamenteuses allongées perpendiculairement, semble-t-il, aux faisceaux de tonofilaments transversaux présentent une structure particulièrement insolite pour un épiderme d'Annélide ; elles apparaissent constituées de deux types de filaments disposés suivant un schéma précis rappelant celui des myofilaments et forment un ensemble relativement compact : des filaments épais de nature tubulaire (200 à 250 \AA de diamètre), des filaments fins (60 - 70 \AA de diamètre) disposés en cercle (diamètre du cercle 500 \AA) autour du filament épais (Pl. VI).

3 - Le système nerveux

Nous décrirons successivement le nerf, la névroglie, les cellules nerveuses bipolaires.

a) Le nerf

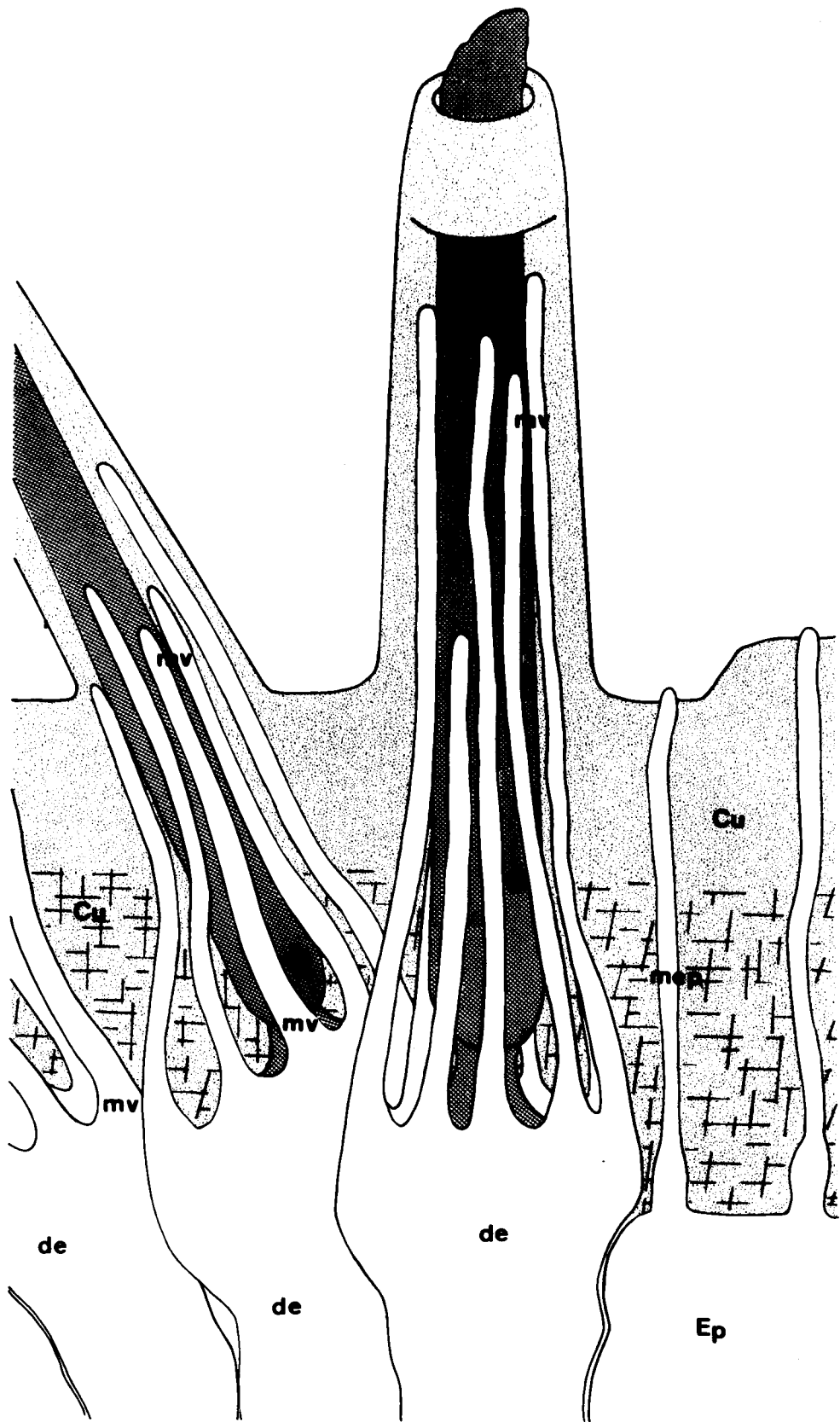
Il est constitué de quelques prolongements névrogliaux et d'un grand nombre de fibres nerveuses contenant, en particulier, des tubules de 200 \AA environ de diamètre, des vésicules claires éparses et des mitochondries (Pl. VIII et IX). De nombreuses synapses ont pu être observées au niveau des

Figure 8

Bourgeon dendritique cilié de cellules neurosensorielles groupées.

Le cil (c) de chaque extrémité dendritique est entouré d'une couronne de microvillosités qui l'accompagnent jusqu'à l'extérieur de la cuticule (Cu). de, dendrite ; Ep, épiderme ; mep, microvillosité épidermique.

306
1931



fibres nerveuses constituant le nerf axial du cirre ; la zone présynaptique se distingue généralement de la partie post-synaptique par l'augmentation du diamètre de la fibre et la présence de mitochondries, de nombreuses petites vésicules claires (350 Å environ de diamètre) et quelquefois de grains sombres à marge claire (1000 à 1300 Å de diamètre) rappelant beaucoup ceux observés au niveau de la chaîne nerveuse (DHAINAUT-COURTOIS et WAREMBOURG, 1969) et du neuropile du cerveau de N. pelagica (DHAINAUT-COURTOIS, 1970) (Pl. VIII, fig. b).

b) La névroglie

Les cellules névrogliales se présentent sous la forme de très nombreux prolongements occupant avec les cellules bipolaires tout l'espace compris entre le nerf et l'épiderme. Elles se caractérisent par un cytoplasme clair contenant, en particulier, un matériel filamenteux et des sphérules relativement denses aux électrons (1 µ environ de diamètre) (Pl. VIII, fig. a).

c) Les cellules nerveuses bipolaires

Ces cellules, dont le corps cellulaire est situé dans la masse névrogliale, s'étendent entre le nerf axial du cirre et l'épiderme au niveau duquel elles se terminent en un bourgeon cilié ; elles peuvent être groupées (de 5 à 12 cellules) ou non.

Les cellules nerveuses bipolaires se distinguent facilement des éléments névrogliaux qui les entourent par la présence de nombreux neurotubules (200-250 Å de diamètre) orientés parallèlement à l'axe longitudinal du neurone, par l'abondance en hétérochromatine de leur noyau et particulièrement par la densité électronique relativement élevée de leur péricaryon qui apparaît toujours riche en ribosomes libres ou associés au réticulum endoplasmique (Pl. VIII et IX, fig. a). La zone périnucléaire de ces neurones contient aussi des mitochondries de petite taille et le plus souvent arrondies, des corps multivésiculaires et plusieurs dictyosomes situés près de la racine de la dendrite et dont les saccules différencient de nombreuses petites vésicules claires (360 Å de diamètre). Parmi les prolongements de ces neurones, la dendrite se distingue facilement de l'axone par l'abondance relative des mitochondries et des vésicules claires dans la partie dendritique et surtout par la présence à l'extrémité de celle-ci d'un bourgeon cilié situé au niveau de la zone basale de la cuticule (Pl. IX et X).

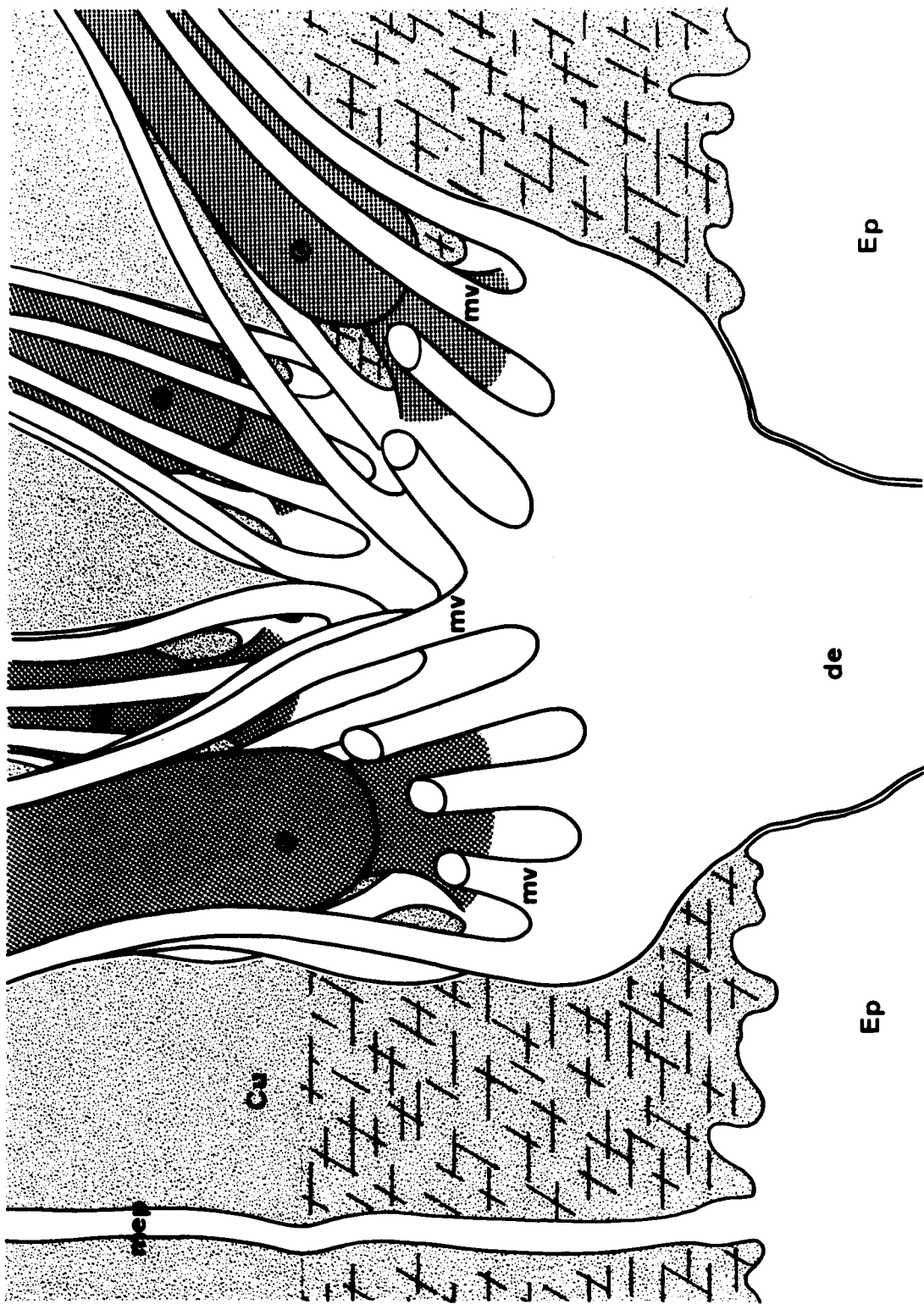
Les bourgeons ciliés des cellules nerveuses bipolaires portent des microvillosités et des cils dont le nombre varie en fonction de la densité en

Figure 9

Bourgeon dendritique cilié de cellule neurosensorielle isolée.

Le bourgeon se prolonge par plusieurs cils (c) entourés chacun par une couronne de microvillosités (mv) traversant la cuticule (Cu). de, dendrite ; Ep, épiderme ; m ep, microvillosité épidermique.





BUS
LILLE

cellules bipolaires (Pl. IX et X). Lorsque les cellules bipolaires sont groupées, chacune d'entre elles porte un seul cil, alors qu'il existe jusque quatre cils par cellule isolée (Fig. 8 et 9). Néanmoins, dans tous les cas, l'aspect des cils est conforme à la structure classique (présence d'une racine ciliaire à structure périodique et d'un cinétosome se prolongeant dans le cil en 9 doublets périphériques munis de 2 bras auxquels s'ajoute un doublet axial dépourvu de bras) à l'exception toutefois de la partie apicale du cil où l'arrangement microtubulaire devient irrégulier et où l'on remarque la présence de petites vésicules (Pl. XI). Les cils traversent complètement la cuticule et pénètrent dans le milieu ambiant dont ils restent séparés cependant, sur la plus grande partie de leur longueur, grâce à la présence d'une gaine plus ou moins épaisse constituée par le prolongement de la partie superficielle de la zone apicale de la cuticule de sorte que seul l'apex du cil est en contact direct avec le milieu ambiant (Pl. V, fig. a). En outre, chaque cil est accompagné, au moins dans son trajet cuticulaire, par une couronne de 8 à 10 microvillosités issues de l'apex dendritique (Pl. X et Pl. XI, fig. b). Ces microvillosités, dans lesquelles d'ailleurs pénètre généralement un neurotubule, semblent reliées au cil par des tractus très ténus, tendus dans des plans perpendiculaires à l'axe du cil ; elles se prolongent rarement au delà de la cuticule ; dans quelques cas seulement nous avons pu suivre les microvillosités au-delà de la surface cuticulaire, elles sont alors situées entre la gaine cuticulaire et le cil.

B - CIRRES PARAPODIAUX D'HETERONEREIS

Nous étudierons successivement, pour chacun des deux sexes, l'évolution des cirres de la région antérieure de N. pelagica puis celle des cirres de la région postérieure de la même espèce au cours de l'hétéronéréidation expérimentale (après décérébration) ou naturelle ; comme l'évolution est semblable dans les deux cas, nous la décrirons en prenant comme repère le temps écoulé depuis la décérébration. Chez les deux autres espèces étudiées (Pl. dumerilii et P. cultrifera) nous ne décrirons que le terme ultime de cette évolution correspondant à l'épitoquie.

1 - Les cirres parapodiaux de la région antérieure

a) Nereis pelagica mâles

. 2 à 3 jours après la décérébration

Les premières modifications consécutives à la décérébration peuvent être observées dès le deuxième jour suivant l'ablation du cerveau au niveau des cellules épidermiques de la zone médiane des cirres (face interne) où se formera le renflement. Elles se traduisent par l'apparition d'un certain nombre de vacuoles à contenu plus ou moins dense aux électrons (0,2 à 1 μ de diamètre) dans la zone apicale des cellules et résultant probablement de l'activité des dictyosomes situés dans la partie supranucléaire de la cellule (Pl. XII, fig. a) ; parmi les vacuoles, on peut observer dans certains cas des figures de type myélinique dont la signification reste délicate à établir (Pl. XII, fig. b). L'ergastoplasme des cellules épidermiques est dilaté (Pl. XII, fig. a) et les corps multivésiculaires apparaissent le plus souvent de plus grande taille qu'à l'état atoque (Pl. XII, fig. a). Les autres structures du cirre (cuticule, nerf, névroglie) ne présentent pas de modification morphologique particulière ; les neurones bipolaires semblent toutefois s'être enrichis en ribosomes.

. 4 jours après la décérébration

Les modifications consécutives aux premières phases de l'hétéronéréidation se manifestent maintenant nettement non seulement au niveau des cellules épidermiques mais aussi au niveau de la cuticule et des neurones bipolaires.

Une zone claire apparaît à la base de la cuticule sous la forme d'une couche anhiste traversée par les microvillosités épidermiques (Pl. XIII, fig. a et Pl. XXII, fig. a). L'apparition de cette formation, que l'on pouvait déjà soupçonner deux à trois jours après la décérébration résulte vraisemblablement d'une liquéfaction des structures de la zone basale de la cuticule plutôt que d'un soulèvement de celle-ci ; en effet, à ce stade, la distance séparant la surface de la cuticule de celle de l'épiderme reste pratiquement inchangée par rapport à l'état atoque.

Dans les cellules épidermiques, les dictyosomes manifestent toujours une intense activité sécrétrice. Les vacuoles issues des saccules golgiens et contenant un matériel de densité électronique élevée s'accumulent dans la partie apicale des cellules sans pour autant altérer la distribution des organites

cytoplasmiques décrits précédemment au stade atoque ; les vacuoles les plus volumineuses sont toujours beaucoup moins denses aux électrons et leur contenu apparaît granuleux (Pl. XII, fig. a et Pl. XIII, fig. a).

Les cellules nerveuses bipolaires présentent à ce stade une densité ribosomale élevée, par contre, leur reticulum endoplasmique est relativement peu développé. Les mitochondries subissent une évolution particulière se traduisant essentiellement par une augmentation de volume et l'apparition dans leur matrice de figures enroulées de type myélinique (Pl. XIII, fig. b).

. 5 à 14 jours après la décérébration

Au cours de cette période, la zone basale de la cuticule va continuer à s'atrophier jusqu'à disparaître complètement environ 14 jours après la décérébration. L'épiderme est alors recouvert d'une formation de 1,2 μ d'épaisseur constituée d'une couche de matériel peu dense aux électrons (0,7 μ d'épaisseur) contenant de nombreuses microvillosités épidermiques (dont le nombre semble s'être multiplié) et de grandes vacuoles claires qui pourraient représenter des dilatations microvillaires (Pl. XIV) et de la zone apicale de la cuticule (0,5 μ d'épaisseur) qui semble avoir peu changé.

Les cellules épidermiques sous-jacentes présentent toujours une activité synthétique intense ; leur réticulum endoplasmique granulaire est particulièrement abondant et le nombre de vacuoles à contenu granuleux ne cesse d'augmenter (Pl. XIV).

. 15 à 30 jours après la décérébration

La cuticule conserve l'aspect décrit précédemment jusqu'à l'épitoque.

Par contre, les cellules épidermiques évoluent toujours vers une concentration de plus en plus grande de matériel de sécrétion dans leur région apicale. Les vacuoles, de grande taille (1 μ environ de diamètre), occupent vers la fin de cette période toute la zone supranucléaire des cellules épidermiques (jusqu'à 9 μ de hauteur) en refoulant les organites cytoplasmiques dans la région basale. Vers le 20-25ème jour, elles apparaissent serrées les unes contre les autres et leur contenu tend à présenter pour toutes les vacuoles une densité électronique faible et homogène (Pl. XV, fig. a). Finalement, lors de l'épitoque, la paroi de la plupart des vacuoles se rompt et libère le matériel granuleux qu'^{elle} contenait dans la cellule et les microvillosités cuticulaires, à proximité immédiate donc du milieu extérieur.

Au cours de cette période, les cellules nerveuses bipolaires dont

la densité en ribosomes est toujours très importante s'enrichissent considérablement en particules analogues à celles du glycogène qui s'accumulent sous la forme de grandes plages (Pl. XVI, fig. a) ; il est à remarquer, d'ailleurs, que l'enrichissement en ribosomes et particules analogues à celles du glycogène concerne essentiellement le péricaryon. Les mitochondries, très nombreuses au moment de l'épitoque et généralement de grande taille, semblent s'être multipliées au cours des dernières phases de l'évolution (Pl. XVI, fig. c) ; la plupart contiennent d'ailleurs des particules analogues à celles du glycogène et parfois un corps opaque aux électrons (Pl. XVI, fig. c). Le noyau apparaît toujours très dense au terme de l'évolution et contient des granules de densité plus élevée (Pl. XVI, fig. c).

L'étude ultrastructurale des zones du cirre non concernées par le renflement a permis de constater que les cellules épidermiques ne subissent aucune des modifications décrites ci-dessus ; par contre, les cellules sensorielles et la névroglie subissent la même évolution que dans le renflement.

. Après l'essaimage

Peu de modifications ont été observées au niveau des renflements de Nereis fixées après l'essaimage ; la couche de vacuoles apicales de certaines cellules épidermiques est apparue plus réduite et la névroglie relativement pauvre en glycogène.

b) Nereis pelagica femelles

L'évolution des cirres parapodiaux, qui deviennent renflés au cours de l'hétéronéréidation, est semblable dans ses grandes lignes à celle décrite chez les mâles. La sécrétion des cellules épidermiques est toutefois moins importante (3-4 μ de hauteur) ; l'aspect de celle-ci est cependant analogue à celui décrit précédemment.

2 - Cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure

a) Nereis pelagica mâles

L'évolution de l'épiderme, de la cuticule et du tissu nerveux au niveau d'une crénelure est identique et synchrone de celle observée au niveau du renflement des cirres parapodiaux antérieurs ; lors de l'épitoque, une crénelure se présente donc comme un renflement de très petite taille (Pl. XVII, fig. a). Par contre, les tissus situés au niveau des zones séparant

deux crénelures successives conservent l'aspect atoque au cours de l'hétéronéréidation ; seule la cuticule semble évoluer comme au niveau des crénelures et renflement ; par contre, l'épiderme reste inchangé. D'autre part, ces zones apparaissent totalement dépourvues de terminaisons nerveuses (Pl. XVII, fig. b).

b) Nereis pelagica femelles

Bien que les cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure des Nereis femelles ne subissent aucune modification morphologique apparente au cours de l'hétéronéréidation, il est possible d'observer, au microscope électronique, des formations vacuolaires à contenu granuleux situées à l'apex de certaines cellules épidermiques, analogues à celles observées chez les mâles (Pl. XVIII, fig. a). D'autre part, la zone basale de la cuticule coiffant ces cellules apparaît atrophiée ou inexistante. Les cellules nerveuses bipolaires associées ont subi une évolution parallèle à celle des cirres parapodiaux crénelés des mâles. Il s'avère donc que des cirres non transformés subissent une évolution cytologique parallèle à celle des cirres renflés ou crénelés bien que beaucoup moins prononcée. La même observation a été effectuée au niveau des cirres parapodiaux dorsaux et ventraux non transformés de la région antérieure de mâles et de femelles épitoques.

L'examen, au microscope électronique, de cirres parapodiaux transformés mâles et femelles de P. cultrifera et P. dumerilii a permis de constater que l'évolution des tissus décrite chez N. pelagica s'effectue de la même manière chez ces deux espèces. Nous avons cependant pu observer chez Pl. dumerilii des formations énigmatiques en forme de bâtonnet à striation périodique (280 Å de période) situées sous la zone apicale de la cuticule (Pl. XVIII, fig. b).

II - DISCUSSION

Au microscope électronique, le cirre apparaît comme un organe complexe dont les éléments subissent une évolution particulière au niveau de certaines zones privilégiées lors de l'hétéronéréidation. Nous discuterons d'abord de la structure du cirre atoque puis de celle du cirre épitoque transformé (renflé ou crénelé) avant d'aborder le problème du rôle de cet organe, et en particulier de la signification de l'apparition des renflements et des crénelures sur les cirres transformés au cours de l'hétéronéréidation.

A - LES CIRRES PARAPODIAUX ATOQUES

Il s'agit de formations de nature ectodermique comprenant deux types de tissus : l'un épidermique, l'autre nerveux.

1 - Le tissu épidermique

Il constitue un épiderme unistratifié dont les cellules présentent une ultrastructure relativement homogène sur toute la surface du cirre. Elles sont caractérisées, en particulier, par des dispositifs de fixation intercellulaires variés (engrènements des parois adjacentes, desmosomes), de nombreux tonofilaments et d'un nombre plus ou moins important de vacuoles dans leur partie apicale, vraisemblablement en relation avec l'édification de la cuticule. A ce titre, elles sont comparables aux cellules épithéliales d'origine ectodermique décrites chez d'autres Annélides Polychètes (BOILLY, 1967, 1970). Toutefois, elles s'en différencient par la présence dans leur région apicale de faisceaux de filaments épais (200-250 Å de diamètre) et fins (60-70 Å de diamètre) disposés suivant un arrangement particulier ; les filaments épais apparaissent en effet toujours placés au centre d'une orbite de 500 Å de diamètre constituée par les filaments fins, à raison de 9 à 10 filaments fins pour un ~~filament~~ épais, et évoquent les faisceaux de myofilaments des fibres musculaires ; décrits par DEFRETIN et WISSOCQ (1969) chez N. irrorata. Chez cette espèce, les myofibrilles sont constituées de deux types de filaments.

- des myofilaments épais, vraisemblablement myosinique, effilés à leurs extrémités, de 300 à 320 Å de diamètre dans la musculature atoque, de 200 à 250 Å de diamètre dans la musculature épitoque,

- des myofilaments fins probablement composés d'actine de 60 Å de diamètre environ dans les deux types de musculatures et disposés autour des myofilaments épais à raison de 10 myofilaments fins pour un myofilament épais. La présence, dans les cellules épidermiques, de filaments épais et fins rappelant les myofilaments des fibres musculaires est intéressant à considérer. Il est vraisemblable que ces formations représentent le support de la rigidité voire de la contractibilité caractéristique des cirres et facilement observable sur le vivant. En effet, la rigidité de ces formations ne peut être imputée comme pour les autres parties du corps à l'existence d'un squelette hydrostatique puisque ce sont des structures pleines et sans relation avec le coelome. D'autre part, l'absence de mésoderme et de formations musculaires à l'intérieur des cirres fait que la contractibilité de ces organes ne peut-être

due qu'aux formations filamenteuses de type myofilamentaire ; il est toutefois curieux de constater que ces éléments correspondent au type épitoque décrit par DEFRETTIN et WISSOCQ (1969) et WISSOCQ (1970) caractérisant la fibre "rapide" (WISSOCQ, 1970). Bien que la nature contractile des structures filamenteuses épidermiques reste à démontrer, on peut considérer à titre d'hypothèse la cellule épidermique des cirres parapodiaux comme une cellule de type myoépithélial analogue à celles constituant les revêtements de la paroi du corps des Spongiaires et des Cnidaires bien que chez ces derniers il semble n'exister qu'un seul type de filaments. Il convient d'ailleurs de signaler que nous avons retrouvé, en quantité plus importante, ces deux types de filaments dans les cellules épidermiques des cirres tentaculaires qui, on le sait, sont particulièrement mobiles (Pl. XIX, Pl. XX).

L'épiderme est séparé du milieu ambiant par une cuticule hautement différenciée dont l'ultrastructure est à quelques détails près semblable à celle décrite au niveau du corps de diverses Annélides Polychètes, Néréidiens en particulier (EAKIN et WESTFALL, 1964 ; PILATO, 1964 ; BROKELMANN et FISCHER, 1966 ; BOLLIG, 1968 ; STORCH et WELSCH, 1970). Elle apparaît toujours constituée de deux zones, une zone basale contenant de nombreuses fibres disposées en réseaux superposés, une zone apicale homogène d'aspect granuleux limitée extérieurement par une formation plus dense aux électrons. Seule l'épaisseur de chaque couche et corrélativement le nombre de strates de fibres varient suivant l'endroit recouvert par la cuticule. En particulier, la cuticule des cirres apparaît toujours plus mince qu'au niveau du corps, bien que complète et le nombre de couches de fibres est généralement plus réduit (une douzaine au maximum). D'autre part, la zone apicale de la cuticule des cirres présente certaines particularités non encore décrites jusqu'à présent ; il s'agit de la présence d'une membrane de type plasmique à trois feuillets revêtant la surface externe de la cuticule et de formations tubulaires disposées régulièrement en lits parallèles à la surface des plis superficiels de la cuticule ; la signification de ces structures reste encore obscure.

2 - Le tissu nerveux

Il se compose d'un nerf axial, de cellules nerveuses bipolaires reliant le nerf à l'épiderme et d'une masse névroglie importante. Seules les cellules nerveuses bipolaires retiendront notre attention dans cette discussion. Ces éléments parviennent jusqu'au niveau de la cuticule où ils se terminent en un bourgeon pourvu de microvillosités et de cils qui traversent la cuticule

et pénètrent même dans le milieu ambiant (cils). Des cellules de ce type ont déjà été décrites dans d'autres expansions cirriformes telles que les cirres tentaculaires (DORSETT et HYDE, 1969) et les palpes (DHAINAUT-COURTOIS, 1970) et représentent selon toute évidence des cellules neurosensorielles ; toutefois, dans ces deux cas, il s'agit toujours de cellules pourvues d'un seul cil implanté sur un bourgeon apical étroit et donc analogues aux cellules bipolaires groupées que nous avons décrites dans les cirres parapodiaux. A ce niveau, il existe un autre type de cellules bipolaires non décrit dans les formations précédentes et caractérisé par un bourgeon apical large portant plusieurs cils (généralement quatre). Ce type cellulaire, toujours isolé au milieu de cellules épidermiques, se rencontre au niveau de la face interne de la zone moyenne du cirre, c'est-à-dire à l'endroit où s'édifie le renflement ou les crénelures au cours de l'hétéronéréidation.

B - LES CIRRES PARAPODIAUX EPITOQUES ET LEUR EVOLUTION AU COURS DE L'HETERONEREIDATION

Au cours de l'hétéronéréidation, les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux des premiers segments de la région antérieure des mâles et des femelles d'une part et des cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure des mâles d'autre part subissent des modifications importantes se manifestant morphologiquement par l'apparition de renflement (région antérieure) ou de crénelures (région postérieure) sur la face interne de la zone moyenne. L'étude au microscope électronique de ces modifications a montré que cette morphogenèse est toujours liée, pour les cirres concernés, à la présence de cellules sensorielles bipolaires au niveau de la zone en transformation et qu'elle se traduit au niveau cellulaire par une évolution particulière du tissu épidermique et dans une certaine mesure des cellules sensorielles.

1 - Le tissu épidermique

Les cellules épidermiques de la face interne de la région moyenne des cirres subissant des transformations au cours de l'hétéronéréidation réagissent rapidement à la décérébration. Dès la 48^{ème} heure suivant celle-ci, on observe une augmentation du nombre de ribosomes et un développement important de l'ergastoplasme qui, le plus souvent, apparaît dilaté. Corrélativement, l'appareil de Golgi semble orienter son activité sécrétoire dans une direction différente de celle caractérisant les cellules épidermiques

atoques ; chez celles-ci, en effet, l'activité golgienne se traduit par la sécrétion de vacuoles de petite taille dont la destinée, non encore établie, semble liée à l'édification de la cuticule (BOILLY, 1967, 1968a). Par contre, au cours de l'hétéronéréidation, les dictyosomes manifestent une intense activité qui aboutit à la mise en place, dans la région apicale des cellules, de vacuoles contenant un matériel dont la densité électronique va décroître avec l'augmentation de la taille de la vacuole au fur et à mesure que la Nereis se rapproche du stade épitoque. A ce stade, c'est-à-dire trente jours environ après la décérébration, les vacuoles d'origine golgienne occupent tout l'apex de la cellule ; on assiste alors à une lyse de la membrane des vacuoles et à une libération concomitante du matériel vacuolaire dans la partie apicale des cellules épidermiques et notamment dans leurs microvillosités.

En même temps que les cellules épidermiques des futurs renflements et crénelures se chargent de vacuoles, la cuticule les recouvrant s'amincit considérablement au cours de l'hétéronéréidation par disparition progressive de sa partie basale fibreuse de l'intérieur vers l'extérieur. Chez l'Heteronereis, la cuticule des renflements et crénelures se réduit donc à sa partie apicale qui apparaît séparée de la surface épidermique par une couche anhiste de densité électronique très faible dans laquelle se développent de nombreuses microvillosités épidermiques. La disparition de la partie basale de la cuticule montre que l'amincissement de celle-ci ne résulte pas de l'élongation de l'épiderme par multiplication au cours de l'hétéronéréidation. Le mécanisme présidant à l'élimination de cette zone reste cependant difficile à établir. Deux hypothèses peuvent être retenues ; ou bien l'élimination de la zone basale de la cuticule résulte d'un processus actif de digestion par les cellules épidermiques sous-jacentes, ou encore elle représente la conséquence du détournement de l'activité métabolique de l'appareil de Golgi au cours de l'hétéronéréidation. Aucun indice morphologique ne permet d'étayer la première hypothèse ; toutefois, une étude des activités enzymatiques des cirres en transformation s'avère nécessaire avant de rejeter définitivement cette conception. La seconde implique que la cuticule n'est pas une structure stable mais en renouvellement constant et nécessite donc en permanence la synthèse de composants cuticulaires par l'appareil de Golgi ; la sécrétion des vacuoles apicales au cours de l'hétéronéréidation détournerait donc pendant cette période les dictyosomes de leur activité normale et se traduirait en conséquence par un non renouvellement de la cuticule. Seule l'étude ultrastructurale du tégument dont les synthèses protéiques seraient bloquées par une drogue adéquate telle que la puromycine permettrait de vérifier cette hypothèse.

2 - Les cellules sensorielles

L'évolution de ces formations a déjà fait l'objet de deux courtes notes (BOILLY-MARER, 1966 a et b). Elle se traduit essentiellement par une augmentation du nombre de ribosomes et le dépôt de nombreuses particules vraisemblablement de glycogène. Chez l'Heteronereis, les cellules sensorielles sont donc particulièrement denses aux électrons et se reconnaissent facilement. A ce stade d'ailleurs, toutes les cellules sensorielles situées au niveau des renflements et des crénelures apparaissent séparées les unes des autres par une cellule épidermique au moins. Il semble, que cette disposition résulte de la multiplication des cellules épidermiques des zones en transformation au début de l'épitoque ; cette prolifération cellulaire peut avoir provoqué en effet la désagrégation des amas de cellules sensorielles groupées de sorte qu'au terme de l'évolution chacune d'entre-elles se trouve placée au milieu d'un groupe de cellules épidermiques contenant une sécrétion apicale importante.

C - SIGNIFICATION DE LA TRANSFORMATION DES CIRRES AU COURS DE L'HETERONEREIDATION

Le renflement des cirres parapodiaux se traduit à l'échelle ultra-structurale par la mise en place d'un complexe cellulaire hautement différencié comprenant deux types d'éléments : des cellules épidermiques caractérisées par une substance de sécrétion abondante dans leur partie située à proximité immédiate du milieu externe, des cellules sensorielles riches en ribosomes et glycogène et entourées par les cellules épidermiques.

Ces cellules sensorielles rappellent beaucoup les cellules présumées chimioréceptrices de Polychètes (LAWRY, 1967 ; DORSETT et HYDE, 1969) ou d'autres Invertébrés et notamment de Mollusques (GRAZIADEI, 1964 ; STORCH et WELSCH, 1969 a et b ; BARBER et WRIGHT, 1969). D'autre part, leur ressemblance avec les cellules olfactives de différents groupes de Vertébrés est frappante. En effet, comme chez ces derniers, leur extrémité dendritique ciliée se prolonge par des microvillosités (Oiseaux : BROWN et BEIDLER, 1966 ; GRAZIADEI et BANNISTER, 1967 ; Reptiles : BRONSHTEIN et PYATKINA, 1968 ; Poissons : WILSON et WESTERMAN, 1967). Par ailleurs, si l'on considère l'ultrastructure des cellules épidermiques entourant la dendrite de la cellule sensorielle, on peut rapprocher les cirres atokes de Nereis de l'épithélium olfactif dépourvu de sécrétion décrit chez le canard (GRAZIADEI et BANNISTER, 1967) ou la taupe (GRAZIADEI, 1966 b) alors que les renflements et les crénelures des cirres

transformés rappellent beaucoup les épithéliums olfactifs à cellules riches en sécrétion de la plupart des Vertébrés observés jusqu'à présent (Amphibiens : BLOOM, 1954 ; REESE, 1965 ; GRAZIADEI, 1966a; BRONSHTEIN et PYATKINA, 1969 ; Poissons : TRUJILLO-CENOS, 1961 ; BANNISTER, 1965 ; WILSON et WESTERMAN 1967 ; Reptiles : BRONSHTEIN et PYATKINA, 1968 et Mammifères, GASSER, 1956 ; DE LORENZO, 1957 ; PORTER et BONNEVILLE, 1964 ; FRISCH, 1964 et 1967 ; GRAZIADEI, 1965 ; ANDRES, 1966).

Si l'on admet, à la suite de certains auteurs (PORTER et BONNEVILLE, 1964), que la sécrétion épidermique pourrait intervenir dans la chémoréception en captant la substance chimique stimulatrice, on doit considérer la cellule sensorielle des cirres comme susceptible de réagir à des stimuli de nature différente, dont l'un au moins est lié à l'hétéronéridation et vraisemblablement à l'essaimage et nécessite la présence d'une sécrétion épidermique à proximité. Dans cette hypothèse, l'amincissement considérable de la cuticule au niveau des zones renflées ^{ou} crénelées permettrait à cette substance d'être pratiquement en contact avec le milieu extérieur.

La transformation de certains cirres parapodiaux au cours de l'hétéronéridation chez certains Néridiens correspondrait donc à l'édification d'un complexe chémorécepteur particulier comprenant deux types d'éléments : la cellule neurosensorielle et les cellules épidermiques voisines caractérisées par la présence dans leur partie en contact avec l'extérieur d'un matériel granuleux abondant. La sécrétion de cette substance semble induite par les cellules neurosensorielles puisqu'elle n'apparaît pas là où ces cellules sont absentes (zones situées entre les crénelures par exemple). Toutefois, il semble que toutes les cellules épidermiques des cirres ne soient pas capables de réagir à cette induction. En effet, seules les cellules épidermiques de la face interne de la zone moyenne des cirres sont compétentes ; toutefois la réactivité de ces cellules apparaît comme étant fonction de la position du cirre sur l'axe antéro-postérieur du corps ou sur le parapode (dorsal ou ventral) ; dans ce cas, nous ne savons pas si c'est le degré de compétence ou d'induction qui rend compte des variations observées.

III - CONCLUSION

L'étude, au microscope électronique, des cirres parapodiaux atokes et de leur évolution au cours de l'hétéronéridation montre que l'édification de crénelures et de renflement sur certains cirres parapodiaux de Nereis

correspond à la mise en place d'un complexe sensoriel de type chémorécepteur caractéristique de l'Heteronereis comprenant deux types d'éléments les cellules neurosensorielles qui se chargent en ribosomes et glycogène au cours de l'évolution, les cellules épidermiques voisines dont l'intense activité golgienne au cours de l'hétéronéréidation aboutit au dépôt d'une quantité de substance importante dans leur partie apicale en contact avec le milieu externe. L'apparition de ces formations semble liée aux cellules neurosensorielles qui joueraient le rôle d'un inducteur et à la compétence des cellules épidermiques qui semble limitée à la face interne de la zone moyenne des cirres parapodiaux.

CHAPITRE III

ETUDE HISTOCHIMIQUE ET CYTOCHIMIQUE DE L'EVOLUTION DES CIRRES PARAPODIAUX AU COURS DE L'HETERONEREIDATION

Nous avons vu que, au cours de l'hétéronéréidation, les cirres parapodiaux de certains segments du corps des Nereis subissent des transformations importantes, caractéristiques du sexe, se traduisant par l'apparition de crénelures ou de renflement sur la face interne de la zone moyenne de ces cirres. L'édification de ces formations résulte d'une prolifération épidermique importante par mitoses et d'une activité métabolique particulière des tissus constituant le cirre, notamment des cellules épidermiques et des cellules neurosensorielles.

En effet, nous avons pu constater que les cellules épidermiques des futurs renflements et crénelures présentent au cours de l'hétéronéréidation une intense activité sécrétoire aboutissant au dépôt d'une couche de vacuoles de grande taille (1 μ de diamètre) et contenant un matériel granuleux dans la zone apicale de la cellule c'est-à-dire à proximité immédiate du milieu externe (jusqu'à 9 μ de hauteur). D'autre part, pendant le même temps, les cellules neurosensorielles accumulent de nombreux ribosomes dans le cytoplasme de leur péricaryon et se chargent en granules analogues aux particules β de glycogène ; corrélativement, le nombre de mitochondries augmente.

Afin de saisir la signification profonde des modifications affectant les cirres parapodiaux au cours de l'hétéronéréidation nous avons recherché la nature des substances élaborées tant par les cellules épidermiques que par les cellules sensorielles par les techniques de l'histochimie et de la cytochimie.

I - OBSERVATIONS

Les observations relatives à la nature chimique des matériaux apparaissant, au cours de l'hétéronéréidation, dans les cellules épidermiques et les cellules nerveuses ont été effectuées sur coupes en microscopies photonique et électronique après traitement des préparations par les techniques spécifiques des protides, glucides et lipides.

A - TECHNIQUES

1 - Microscopie photonique

Suivant le type de substances recherchées, nous avons fixé les pièces par l'un des mélanges fixateurs énumérés ci-après : formol 10 %, formol salé, Bouin aqueux, Bouin Allen, Bensley, Carnoy, Lewitzky (tableaux 3 et 4).

a) Protides

Nous avons recherché :

- les protéines totales par la technique de BONHAG (1955) au bleu de bromophénol mercurique
- les protéines non histones par le Millon sulfurique (MIRSKY, POLLISTER et RIS, 1946)
- les protéines à radicaux NH₂ libres par la technique de YASUMA et ITCHIKAWA (1953) à la ninhydrine-Schiff avec contrôle de la spécificité de la réaction par désamination par l'acide nitreux.
- les protéines à groupements -SH et -S-S- par la méthode de CHEVREMONT et FREDERIC (1943), celle d'ADAMS et SLOPER (1955-56) à l'acide performique-bleu alcian et la Fuchsine paraldéhyde avec préoxydation permanganique
- le tryptophane par la réaction au Naphtyléthylène diamine selon BRUMMER, CARVER et THOMAS, 1957
- les protéines à radicaux indols par la technique de LILLIE, 1957 (Xanthidrol)
- les protéines à radicaux guanidyls par la méthode de MAC LEISH, BELL, LACOUR et CHAYEN, 1957
- les protéines à radicaux phénols par la technique de BENSLEY et GERSCH, 1933
- l'arginine par la réaction de SAKAGUCHI (BAKER'S, 1947).

b) Glucides

Nous avons recherché les glucides par :

- la technique de HOTCHKISS-MAC MANUS (1948) à l'acide périodique-Schiff (APS)
- le tétraacétate de plomb en milieu anhydre et non anhydre

Nous avons, en outre, recherché plus spécifiquement :

- le glycogène par la technique de BAUER (1933), le Carmin de Best, l'APS-amylase salivaire et l'APS-dimédon
- les mucopolysaccharides par le mucicarmin et le bleu alcian
- les mucoprotéines et les glycoprotéines acides par le bleu de toluidine-métachromasie

c) Les lipides

Ils ont été recherchés après fixation au formol 10 %, formol salé ou au formol calcium sur coupes à congélation par la coloration au Noir Soudan B ou au Rouge Soudan III.

2 - Microscopie électronique

Nous avons recherché les protéines, le glycogène et les polysaccharides neutres au microscope électronique sur coupes ultrafines de pièces fixées au glutaraldéhyde (2 à 3 %), post-fixées au tétr oxyde d'osmium et incluses dans l'araldite.

a) Protides

Les digestions enzymatiques des protides ont été pratiquées suivant la technique de MONNERON et BERNHARD (1966). Deux enzymes ont été utilisés, la pepsine et la pronase. Pour chacune des extractions enzymatiques, l'oxydation a été pratiquée de deux manières différentes :

- Eau oxygénée à 11 volumes pendant 20 à 30 minutes
- Acide périodique à 8 % pendant 20 à 30 minutes.

Puis les coupes sont lavées dans de l'eau pure et transportées sur l'une ou l'autre des deux solutions d'enzyme suivantes :

- Solution de pepsine à 0,2 % dans de l'acide chlorhydrique 0,1 M à 38°
- Solution de pronase à 0,5 % dans de l'eau dont le pH est ajusté à 7,4 par de la soude 0,01 M, à 40° C.

Les coupes ont été laissées au contact de l'enzyme pendant 1 h, 2 h, 4 h, 5 h et 16 heures, puis lavées soigneusement et placées sur des grilles recouvertes d'une membrane de parlodion.

Des coupes témoins ont subi uniquement l'oxydation, ou ont été mises

TABLEAU 3

Propriétés histochimiques de la sécrétion épidermique des cirres parapodiaux transformés (renflés et crénelés) d'Heteronereis -Recherche des protides-

Techniques	Fixations	Résultats
Bleu de bromophénol mercurique	B	(++) beaucoup de protéines
Millon sulfurique	C	(+) protéines non histones
Ninhydrine-Schiff	B	(+) protéines à -NH ₂ libres
Contrôle : 1°) désamination par l'acide nitreux 2°) coloration	B	(-) plus de -NH ₂ libres
Réaction de Chèvremont-Frédéricq	B	(-) pas de protéines à -SH
Bleu Alcian-Acide performique	B	Granulations (+) contre la paroi des vacuoles = protéines à -S-S-
Fuchsine paraldéhyde avec pré-oxydation permanganique	B-F	Granulations (+) contre la paroi des vacuoles = protéines riches en cystine
Naphtyléthylénèdiàmine	F	(-) pas de tryptophane
Xanthhydrol	Fc	(-) pas de protéines à radicaux indols
MacLeish, Bell, Lacour et Chayen	Le	(<u>+</u>) petite quantité de protéines à radicaux guanidyls ?
Sakaguchi	B	(-) pas d'arginine
Bensley et Gersch	B	(<u>+</u>) petite quantité de protéines à radicaux phénols?

(++), grande affinité tinctoriale ; (+), affinité tinctoriale moyenne ; (+), affinité tinctoriale faible ; (-), affinité tinctoriale nulle ; B, Bouin aqueux ; C, Carnoy ; F, formol salé ; Fc, formol calcium ; Le, Lewitzky.

à flotter, après oxydation ou non, sur de l'acide chlorhydrique 0,1 M ou de l'eau à pH 7,4 pendant les différents temps utilisés pour chacune des extractions enzymatiques.

Toutes les coupes sont finalement colorées par l'acétate d'uranyle alcoolique puis par le citrate de plomb selon REYNOLDS (1963) et examinées au microscope électronique.

b) Glycogène et polysaccharides neutres

Le glycogène a été recherché par la technique de Seligman modifiée par THIERY (1967). Les coupes ultrafines, montées sur des grilles en or, ont subi une oxydation par l'acide périodique 1 % pendant 30 minutes, puis soigneusement lavées et mises au contact du thiocarbohydrazide (= TCH) (0,2 % dans de l'acide acétique 20 %) pendant 2 ou 72 heures. Après lavage à l'acide acétique et à l'eau distillée, les coupes sont mises à flotter sur du protéinate d'argent 1 % pendant 30 minutes puis lavées à l'eau distillée.

B - ETUDE CYTOCHIMIQUE DES CELLULES EPIDERMiques AU COURS DE L'HETERONEREIDATION

Seules les cellules des zones des cirres au niveau desquelles s'édifient le renflement ou les crénelures présentent une évolution cytochimique caractéristique. Aucune différence particulière n'ayant été mise en évidence sur ce plan entre les crénelures et en dehors des renflements nous exposerons nos résultats de façon globale.

1 - Protides (tableau 3)

Après coloration au bleu de bromophénol mercurique la zone apicale vacuolaire des cellules épidermiques apparaît intensément colorée en bleu, indiquant la présence, à ce niveau, d'une quantité appréciable de protides qui augmente d'ailleurs au cours de l'hétéronéréidation jusqu'à un maximum lors de l'épitoque (Pl. XXI, fig. a et b) ; il s'agit essentiellement de protéines non histones (réaction nettement positive avec le Millon sulfurique).

L'utilisation de techniques plus raffinées a permis de rechercher divers composés et radicaux dans cette zone apicale.

a) Recherche des radicaux NH₂ libres

La zone apicale des cellules épidermiques présente une réaction nettement positive (coloration rouge) après coloration à la ninhydrine-Schiff suivant la technique de YASUMA et ITCHIKAWA (1953) ; par contre, la coloration rouge n'apparaît pas après désamination par l'acide nitreux.

b) Recherche des radicaux -SH et -S-S-

La partie apicale des cellules épidermiques présente une réaction négative après traitement suivant la méthode de CHEVREMONT et FREDERICQ (1943). Par contre, la technique d'ADAMS et SLOPER (1955-56) à l'acide performique - bleu alcian permet de mettre en évidence des granules colorés en bleu foncé (riches en cystine), accolés à la paroi des vacuoles.

c) Recherche du tryptophane et des radicaux indol, guanidyl et phénol

Les vacuoles épidermiques réagissent négativement aux techniques de mise en évidence du tryptophane (réaction au naphtyléthylène diamine, BRUMMER, CARVER et THOMAS, 1957) et des radicaux indols (Xanthidrol, LILLIE, 1957). Par contre, elles se colorent légèrement en rose par la méthode de MAC LEISH, BELLE, LACOUR et CHAYEN (1957) (spécifique des radicaux guanidyls) mais ne se colorent pas après la réaction de SAKAGUCHI (BAKER'S, 1947) destinée à la mise en évidence de l'arginine. Enfin, une réaction légèrement positive a également été obtenue avec la méthode de BENSLEY et GERSCH (1933) spécifique des radicaux phénols.

La localisation précise des protéines mises en évidence dans la zone apicale des cellules épidermiques des renflements et crénelures a été recherchée au microscope électronique sur coupes traitées par la pepsine et la pronase. Les résultats obtenus ont été les suivants :

- Pepsine - Après traitement à la pepsine, le contenu des vacuoles apicales présente un début de digestion après une heure de contact avec l'enzyme : l'élimination du matériel contenu dans la vacuole débute à proximité de la paroi ou sur toute la surface de la section de la vacuole qui apparaît alors parsemée de petites alvéoles claires. Puis les vacuoles apparaissent parfaitement vides ou contenant encore une très petite quantité de substance adhérent à la paroi (Pl. XXI, fig. c). L'état d'avancement de la digestion du

TABLEAU 4

Propriétés histochimiques de la sécrétion épidermique des cirres parapodiaux transformés (renflés et crénelés) d'Heteronereis -Recherche des glucides-

Techniques	Fixations	Résultats
Hotchkiss-MacManus Tétraacétate de plomb (milieu anhydre ou non anhydre)	B-F-Be	Quelques granulations (+) sur la paroi des vacuoles
PAS-dimédon Tétraacétate de plomb-dimédon	B-F-Be	Quelques granulations (+) sur la paroi des vacuoles (= glycogène ?)
PAS-amylase salivaire Tétraacétate de plomb - amylase salivaire	B-F-Be	(-) les grains ne sont pas colorés (= glycogène)
Bauer Carmin de Best	B-F-Be	Quelques granulations (+) (= glycogène) sur la paroi des vacuoles
Mucicarmin Bleu Alcian	Be Ba-Be	(-) Pas de mucopolysaccharides
Bleu de toluidine - Métachromasie	Be	(-) Pas de mucoprotéines ou de glycoprotéines acidiqes PAS (-) mais métachromatiques (+) et Bleu Alcian (+)

(+) affinité tinctoriale ; (-) affinité tinctoriale nulle ; B, Bouin aqueux ; BA, Bouin Allen ; Be, Bensley ; F, formol salé.

contenu vacuolaire varie d'ailleurs entre les vacuoles d'une même cellule. Toutefois, la rapidité de la digestion ne semble pas liée à la localisation de la vacuole par rapport à l'apex de la cellule, ni à la densité électronique de son contenu.

L'augmentation du temps de contact des coupes avec l'enzyme se traduit pas une croissance du nombre de vacuoles vides ; néanmoins, il est difficile de rendre compte de façon rigoureuse de la progression de la digestion car le temps nécessaire à la digestion de la substance vacuolaire dépend de l'épaisseur de la coupe.

Il convient aussi de signaler que le contenu des saccules golgiens est digéré dans les mêmes conditions que le matériel des vacuoles apicales.

- Pronase - Les résultats obtenus après digestion par la pronase sont identiques à ceux décrits pour la pepsine. En particulier, l'aspect des vacuoles en voie de digestion est semblable. L'élimination du matériel contenu dans les vacuoles apparaît dès la première heure de contact avec la pronase.

2 - Glucides (tableau 4)

Une réaction positive est obtenue après coloration par l'APS ou le tétraacétate de plomb au niveau de grains dispersés dans le cytoplasme ou fixés à la paroi de vacuoles ; la coloration rouge caractéristique de ces techniques n'apparaît plus après traitement préalable des coupes par l'amylase salivaire (30 minutes à 37° C) mais persiste après action du dimédon pendant 3 à 6 heures.

Les préparations réagissent aussi, et de la même manière qu'avec l'APS et le tétraacétate de plomb, après utilisation de la technique de Bauer ou du Carmin de Best qui sont des techniques relativement spécifiques du glycogène.

La présence de glycogène a d'ailleurs pu être démontrée de façon précise au microscope électronique sur des ultra-coupes traitées par la technique de SELIGMAN modifiée par THIERY après un traitement de deux heures au TCH. Le glycogène se présente sous la forme de particules β généralement associées en chaînettes de 3-4 particules dispersées dans toute la cellule et notamment dans la région apicale où elles sont accolées à la paroi des vacuoles ou mélangées à la sécrétion libérée par celles-ci (Pl. XXII, a et b).

Un traitement prolongé au TCH (72 heures) ne fait pas apparaître d'éléments autres que ceux mis en évidence après un traitement de deux heures et indique donc l'absence d'autres polysaccharides neutres.

3 - Lipides

Aucun dépôt lipidique important n'a pu être mis en évidence après coloration au Noir Soudan B ou au Rouge Soudan III. Plusieurs globules (de un à trois par coupe) réagissent cependant positivement à la coloration au niveau de quelques cellules épidermiques.

C - ETUDE CYTOCHIMIQUE DES CELLULES NEUROSENSORIELLES AU COURS DE L'HÉTÉRONÉREIDATION

Nous avons constaté que les cellules neurosensorielles se chargent, au cours de l'hétéronéréidation (Chapitre II), de ribosomes et de particules associées souvent en chaînettes de 4 à 10 éléments, analogues à celles du glycogène. L'identité morphologique existant entre ces deux types de particules (VAN GANSEN et SCHRAM, 1969) nous a conduit à les discriminer par des techniques cytochimiques notamment par celle au TCH de SELIGMAN modifiée par THIERY (1967), spécifique du glycogène. Après utilisation de cette technique sur des coupes provenant de cirres fixés à différents moments de l'hétéronéréidation, nous avons pu constater la présence de particules β de glycogène et de quelques particules α notamment dans le péricaryon des cellules neurosensorielles ; il apparaît, d'autre part, que la quantité de glycogène présent dans ces cellules, très réduite à l'état atoque, augmente progressivement à partir du 7ème-8ème jour suivant la décérébration jusqu'à devenir maximum lors de l'épitoquie (Pl. XXIII, XXIV, XXV). Le glycogène est alors présent à tous les niveaux de la cellule neurosensorielle et plus particulièrement au niveau du péricaryon où il constitue de grandes plages (Pl. XXV). Cette caractéristique rend d'ailleurs ces cellules facilement repérables en microscopie photonique après coloration par la technique de MAC MANUS ou au tétraacétate de plomb (Pl. III, fig. b).

A ce stade, nous avons pu aussi remarquer la présence de particules de glycogène dans les mitochondries dont le nombre s'est d'ailleurs accru de façon notable en fin d'épitoquie (Chapitre II) (Pl. XXV, fig. b).

Les cellules neurosensorielles ne sont pas les seuls éléments nerveux s'enrichissant en glycogène au cours de l'hétéronéréidation ; en effet, nous avons constaté le même phénomène au niveau du nerf axial du cirre et de la névroglie (Pl. XXIII et XXIV).

Il est intéressant, à ce propos, de signaler que l'enrichissement en glycogène des éléments nerveux du cirre et notamment des cellules neurosensorielles au cours de l'hétéronéréidation ne concerne pas seulement les

cirres en cours de transformation : en effet, nous avons pu observer le même phénomène dans tous les cirres non transformés des Heteronereis.

Par contre, contrairement à ce qui a été constaté au niveau des cellules épidermiques des zones en voie de transformation, aucun dépôt protidique n'apparaît dans les cellules neurosensorielles au cours de l'hétéronéréidation.

III - DISCUSSION

Nous discuterons successivement de la nature chimique de la sécrétion épidermique des cirres parapodiaux transformés, de sa signification et de l'évolution cytochimique des cellules neurosensorielles au cours de l'hétéronéréidation.

A - NATURE CHIMIQUE DE LA SECRETION EPIDERMIQUE DES CIRRES PARAPODIAUX TRANSFORMES

La recherche systématique des protides, glucides et lipides dans les cellules épidermiques des zones de cirres en voie de transformation, montre clairement que le matériel de sécrétion qui s'accumule dans la zone apicale de celles-ci, au cours de l'hétéronéréidation, est constitué essentiellement de protides (réaction au bleu de bromophénol mercurique) non histones (réaction au Millon sulfurique). L'étude, au microscope électronique, de ces cellules après traitement par la pepsine ou la pronase a d'autre part permis de démontrer que ce matériel protéique est contenu dans les vacuoles d'origine golgienne occupant tout l'apex des cellules épidermiques, des crénelures et renflement ; en effet, après traitement des préparations par ces enzymes, le contenu de ces vacuoles disparaît.

Quelques indications complémentaires relatives à la nature des protides contenus dans ces vacuoles ont pu être apportées par l'utilisation de techniques histochimiques appropriées. Le matériel des vacuoles apparaît riche en radicaux amines libres (réaction positive après traitement par la ninhydrine-Schiff) et contient une petite quantité d'une protéine riche en cystine localisée à proximité de la paroi de la vacuole (réaction positive à l'acide performique - bleu alcian). En outre, il ne semble pas contenir d'arginine (réaction négative à la technique de SAKAGUCHI), ni de protéine à radicaux phénols (méthode de BENSLEY et GERSCH).

B - SIGNIFICATION DE L'APPARITION D'UNE SECRETION DE NATURE PROTIDIQUE
DANS L'APEX DES CELLULES EPIDERMiques DES RENFLEMENT ET CRENELURES

La présence d'un matériel de sécrétion à proximité de cellules chémoréceptrices est, à quelques exceptions près, épithélium olfactif de la taupe (GRAZIADEI, 1966 b) et du canard (GRAZIADEI et BANNISTER, 1967), un fait relativement courant. Ce matériel est élaboré soit par les cellules de soutien elles-mêmes, soit par des cellules glandulaires de type muqueux. Dans le premier cas, le matériel de sécrétion occupe la partie apicale des cellules de soutien, contigues aux cellules sensorielles, comme dans les renflements et crénelures des cirres parapodiaux des Heteronereis (Chapitre II), les tentacules céphaliques des Mollusques Prosobranches (STORCH et WELSCH, 1969) et l'épithélium olfactif de la grande majorité des Vertébrés étudiés à ce jour (Amphibiens : BLOOM, 1954 ; REESE, 1965 ; GRAZIADEI, 1966 ; BRONSHTEIN et PYATKINA, 1969 ; Poissons : TRUJILLO-CENCOZ, 1961 ; BANNISTER, 1965 ; WILSON et WESTERMAN, 1967 ; Reptiles : BRONSHTEIN et PYATKINA, 1968 ; Oiseaux : BROWN et BEIDLER, 1966 et Mammifères : GASSER, 1956 ; DE LORENZO, 1957 ; FRISCH, 1964 et 1967 ; GRAZIADEI, 1965 ; ANDRES, 1966). Dans le second cas, le matériel de sécrétion représente le produit de l'activité de cellules muqueuses typiques situées à proximité des cellules sensorielles ; ces éléments se rencontrent dans le rhinophore du Nautilé (BARBER et WRIGHT, 1969), dans les cirres parapodiaux ventraux d'Harmothoe (LAWRY, 1967) et dans l'épithélium gustatif de Vertébrés. La nature chimique de ce matériel de sécrétion diffère beaucoup suivant les types d'épithéliums chémorécepteurs et ceci indépendamment semble-t-il de son origine (cellules de soutien ou cellules muqueuses). Le matériel muqueux des cirres d'Harmothoe (LAWRY, 1967) serait un glucide (APS positif) ; la sécrétion contenue dans les cellules de soutien des épithéliums olfactifs de Vertébrés (PORTER et BONNEVILLE, 1964) est de nature mucopolysaccharidique. Par contre, on a mis en évidence des protides au niveau des épithéliums gustatifs de Vertébrés (DASTOLI et ^{LOPIEKES} PRICE, 1968 ; DASTOLI, LOPIEKES et DOIG, 1968), des antennes de certains Insectes (RIDDIFORD, 1970). Il apparaît donc que les complexes chémorécepteurs des renflements et crénelures des cirres parapodiaux d'Heteronereis sont morphologiquement semblables à l'épithélium olfactif des Vertébrés, mais chimiquement analogues à l'épithélium gustatif de ces derniers par la présence de protides dans le matériel de sécrétion associé aux cellules sensorielles.

On attribue une fonction importante dans la chimioréception aux substances sécrétées par les épithéliums sensoriels et dont le rôle serait

d'adsorber les substances chimiques représentant les saveurs. D'autre part, on accorde généralement à ces substances (protéiques notamment) une certaine spécificité permettant à l'épithélium chémorécepteur d'être sensible à certaines saveurs (sucrée, amère par exemple) et résultant d'une complémentarité structurale entre molécule excitante et protéine réceptrice. Comme chez la Nereis, le matériel de sécrétion protéique n'apparaît dans les zones chémoréceptrices (renflement et crénelures) de cirres particuliers que lorsque l'animal se prépare à essayer pour se reproduire, on peut penser que ce matériel permettrait la fixation d'une substance spécifique intervenant dans le comportement des Heteronereis vraisemblablement lors de la danse nuptiale puisque elle représente le terme de l'évolution hétéronéréidienne. Dans cette conception, il y aurait donc adaptation des zones chimioréceptrices de certains cirres parapodiaux à l'état épitoque de la Nereis par sécrétion d'une protéine réceptrice au niveau des cellules de soutien du complexe chémorécepteur.

C - SIGNIFICATION DE L'EVOLUTION CYTOCHIMIQUE DES CELLULES NEUROSENSORIELLES

Les cellules épidermiques des zones chémoréceptrices des Nereis en voie d'hétéronéréidation ne sont pas les seules à subir des modifications au cours de cette période. En effet, les cellules sensorielles correspondantes présentent aussi une évolution particulière caractérisée par l'apparition de nombreux ribosomes, par une accumulation de glycogène sous la forme β essentiellement et par une augmentation de la masse mitochondriale. Toutefois, alors que les transformations affectant l'épiderme ne concernent que les cellules des faces internes des zones moyennes de certains cirres seulement, celles apparaissant dans les cellules sensorielles se manifestent dans tous les cirres parapodiaux du corps. Une évolution semblable des réserves glycogéniques a déjà été signalée dans les fibres musculaires longitudinales des stolons de S. amica et de la zone postérieure de N. irrorata au cours de l'hétéronéréidation (DEFRETIN, 1949 ; DEFRETIN et WISSOCQ, 1969 ; WISSOCQ, 1971). Selon ces derniers auteurs, l'accumulation de glycogène dans les fibres musculaires en voie d'hétéronéréidation serait liée aux processus de différenciation et de redifférenciation de la fibre d'une part et à son activité contractile intense lors de la danse nuptiale d'autre part. D'ailleurs, comme dans les fibres musculaires hétéronéréidiennes, l'apparition de nombreuses particules de glycogène dans les cellules neurosensorielles est corrélative d'un développement important du chondriome et d'une augmentation appréciable

des ribosomes libres. Il est possible que ces derniers soient directement concernés par la synthèse de glycogène comme cela semble être le cas dans les cellules hépatiques des rats embryonnaires (STADHOUDERS, 1965) ou adultes (VRENSEN et KUYPER, 1969), dans les myoblastes d'embryons de rat (HEUSON-STIENNON et DROCHMANS, 1967) et dans les fibres musculaires de stolons de S. amica (WISSOCQ, 1971) ; en effet, dans les cellules neurosensorielles, le réticulum endoplasmique reste toujours assez peu développé et ne permet pas semble-t-il de rendre compte d'une intervention de ce système membranaire dans la synthèse du glycogène comme de nombreux auteurs l'ont envisagé par ailleurs (PORTER et BRUNI, 1959 ; MILLONIG et PORTER, 1960 ; COIMERA et LEBLOND, 1966 ; DE MAN et BLOCK, 1966 ; JONES et FAWCETT, 1966 ; KUGLER, 1967). Cependant, l'abondance corrélative du glycogène et des mitochondries semble un facteur beaucoup plus général (MELLGREN et MATHISEN, 1966 ; GAUTHIER et PADYKULA, 1966 ; HENNEMAN et OLSON, 1965). La synthèse par les mitochondries de substances à liaisons riches en énergie telles que l'ATP à partir du glycogène est un fait suffisamment connu pour saisir le sens de l'évolution parallèle de ces deux composants cellulaires. D'ailleurs, dans les cellules sensorielles, nous avons pu mettre en évidence des particules de glycogène à l'intérieur même des mitochondries (Pl. XXV, fig. b). Un problème important subsiste cependant : dans quel but la cellule neurosensorielle accumule-t-elle du glycogène ou en d'autres termes de l'énergie ? Le fait que cette accumulation soit directement liée à l'hétéro-néridation nous conduit à considérer son rôle dans le comportement de l'Hétéronereis.

Deux hypothèses peuvent rendre compte de cette évolution particulière :

(1) - l'accumulation d'énergie potentielle serait liée directement au fonctionnement des zones chémoréceptrices des renflements et crénelures lors de l'essaimage ; aucun argument ne peut cependant être apporté à cette hypothèse étant donné le peu de renseignements que nous possédons relatifs au processus assurant la création d'un influx nerveux donc d'une dépolarisation membranaire à partir d'un contact de la cellule sensorielle avec une substance chimique particulière ; dans ce cas, l'accumulation d'énergie dans la cellule sensorielle des cirres non transformés ne servirait à rien puisque à ce niveau les cellules épidermiques voisines de ces cellules, dépourvues de sécrétion apicale, ne pourraient pas fixer la substance chimique comme au niveau des renflements et crénelures et assurer ainsi la stimulation des cellules neurosensorielles.

(2) - l'accumulation d'énergie ne serait pas liée au fonctionnement des zones chémoréceptrices et se présenterait comme un épiphénomène. Il

s'agirait d'une manifestation "gratuite" provoquée par l'épitoque. En effet, il semble que de nombreux tissus subissent une telle évolution au cours de l'hétéronéréidation sans que l'on puisse pour autant saisir la signification de celle-ci (cas de la névroglie, du nerf axial, de la chaîne nerveuse et du cerveau).

Dans l'état actuel de nos connaissances, on peut néanmoins imaginer que la décérébration provoque une stimulation aveugle des mécanismes respiratoires des mitochondries aboutissant à l'accumulation d'énergie dont une partie seulement s'avèrera indispensable lors de l'épitoque (pour la dédifférenciation et la redifférenciation de certaines fibres musculaires par exemple) et de l'essaimage (fonctionnement des fibres musculaires hétéronéréidiennes). Une connaissance très approfondie du mécanisme intime du fonctionnement des cellules chémoréceptrices d'une part, du métabolisme des tissus des Nereis au cours de l'hétéronéréidation et de leur rôle pendant l'essaimage ^{d'autre part,} permettrait vraisemblablement d'apprécier la signification profonde de l'évolution cytochimique des cellules neurosensorielles qui, pour l'instant, reste encore hypothétique.

III - CONCLUSION

Au cours de l'hétéronéréidation, les cellules épidermiques des zones des cirres parapodiaux où s'édifient les crénelures et les renflements sécrètent un matériel de nature protidique. Ce matériel est contenu dans des vacuoles d'origine golgienne de grande taille qui s'accumulent dans la zone apicale des cellules épidermiques à proximité immédiate du milieu externe. Les analogies présentées avec d'autres épithéliums chémorécepteurs, notamment celui concerné par la gustation chez les Vertébrés, suggèrent^{que} ce protide pourrait jouer le rôle de récepteur de molécules excitantes. Comme ce matériel n'apparaît qu'au cours de l'hétéronéréidation, il est permis de penser que la (ou les) molécules excitantes interviendraient chez l'Heteronereis et plus vraisemblablement au cours de la danse nuptiale, puisque celle-ci représente le but et le terme ultime de l'hétéronéréidation.

Pendant la même période, le tissu nerveux de tous les cirres (cellules neurosensorielles, névroglie, nerf axial) subit une évolution caractéristique se manifestant, en particulier, par la synthèse de glycogène ; une étude plus détaillée de l'évolution des cellules neurosensorielles a permis d'ailleurs de montrer que l'accumulation de glycogène est corrélative du développement du chondriome et de l'augmentation du nombre de ribosomes. Il semble donc

que, pour le tissu nerveux, l'hétéronéridation se traduit par une augmentation des réserves énergétiques. La signification de cette évolution reste énigmatique. En particulier et étant donné notre ignorance sur le mécanisme du fonctionnement des cellules chémoréceptrices, nous ne savons pas si cette évolution est liée au fonctionnement des complexes chémorécepteurs.

CHAPITRE IV

ETUDE HISTOLOGIQUE ET ULTRASTRUCTURALE DU PYGIDIUM

Chez les trois espèces de Nereis étudiées, le dimorphisme sexuel ne s'exprime pas seulement sur les cirres parapodiaux de certains segments du corps mais aussi au niveau du pygidium. En effet, des papilles digitiformes apparaissent sur ce segment chez les Heteronereis mâles de nombreuses espèces (tableau 1) tandis que le pygidium des femelles ne se modifie pas au cours de l'hétéronéréidation.

Le pygidium d'Heteronereis mâles a déjà fait l'objet de recherches histologiques (GRAVIER et DANTAN, 1928 ; DEFRETIN, 1949 ; HOFMANN, 1964). Ces auteurs ont montré que les papilles sont des expansions épidermiques en doigt de gant et qu'une cloison musculaire ou diaphragme est édifié entre le pygidium et le reste du corps. Cependant, certains problèmes relatifs à ces transformations n'ont pas été résolus. En particulier, le mode de multiplication des cellules épidermiques des papilles, ainsi que l'origine, la disposition et la nature (néréidienne ou hétéronéréidienne) des fibres musculaires du diaphragme sont encore ignorés. Nous nous sommes attachée dans ce chapitre à tenter d'apporter une réponse à chacune de ces questions et d'apprécier les différences existant entre le pygidium des Heteronereis mâles et celui des femelles. Nous examinerons successivement la morphologie externe, la structure et l'ultrastructure du pygidium de Nereis atokes et épitoques.

I - MORPHOLOGIE EXTERNE

A - PYGIDIUM DE NEREIS ATOQUES

Chez les Nereis atokes, aucune différence n'apparaît entre le pygidium des mâles et des femelles ; d'autre part, le pygidium présente les mêmes caractéristiques chez les différentes espèces étudiées (N. pelagica, P. cultrifera, Pl. dumerilii).

Chez tous ces individus, la région postérieure comprend une zone cylindrique dépourvue de parapodes correspondant à la zone de prolifération

et une zone terminale circulaire et bombée, encore appelée disque pygidial, constitue le pygidium proprement dit. Un léger bourrelet annulaire marque la limite entre la zone de prolifération et le pygidium.

Le disque pygidial est percé par l'anus et porte ventralement deux longs cirres anaux (Pl. XXVI, fig. a).

B - PYGIDIUM D'HETERONEREIS

Nous considérerons successivement chez les mâles, puis ^{chez} les femelles, l'aspect du pygidium au cours de l'hétéronéréidation pour chacune des trois espèces étudiées.

1 - Heteronereis mâles

a) Nereis pelagica

Le pygidium des N. pelagica mâles différencie, lors de l'épitoquie, une couronne de papilles (rosette pygidiale). Ces papilles sont discernables en même temps que les premières lamelles parapodiales, à partir du début de la deuxième semaine suivant la décérébration. Elles se présentent alors sous la forme de petits mamelons disposés régulièrement dans un plan transversal sur le bord postérieur du bourrelet annulaire. Puis les papilles s'allongent rapidement et prennent l'aspect digitiforme qu'elles auront jusqu'à la fin de l'hétéronéréidation. Elles sont disposées suivant un cercle interrompu ventralement au niveau d'insertion des cirres anaux. En outre, deux papilles de plus grande taille sont implantées immédiatement au-dessus des cirres anaux et dirigées parallèlement à ces derniers (fig. 10 et Pl. XXVI, fig. b).

b) Perinereis cultrifera

Chez cette espèce, les papilles, plus nombreuses que chez Nereis pelagica, se développent non seulement le long du bourrelet annulaire mais aussi sur pratiquement toute la surface du disque pygidial (Pl. XXVI, fig. c).

c) Platynereis dumerilii

Comme chez P. cultrifera, les papilles apparaissent également sur presque toute la surface du disque pygidial. Il existe cependant chez cette espèce de nombreuses papilles ramifiées en plus des papilles digitiformes simples (Pl. XXVI, fig. d).

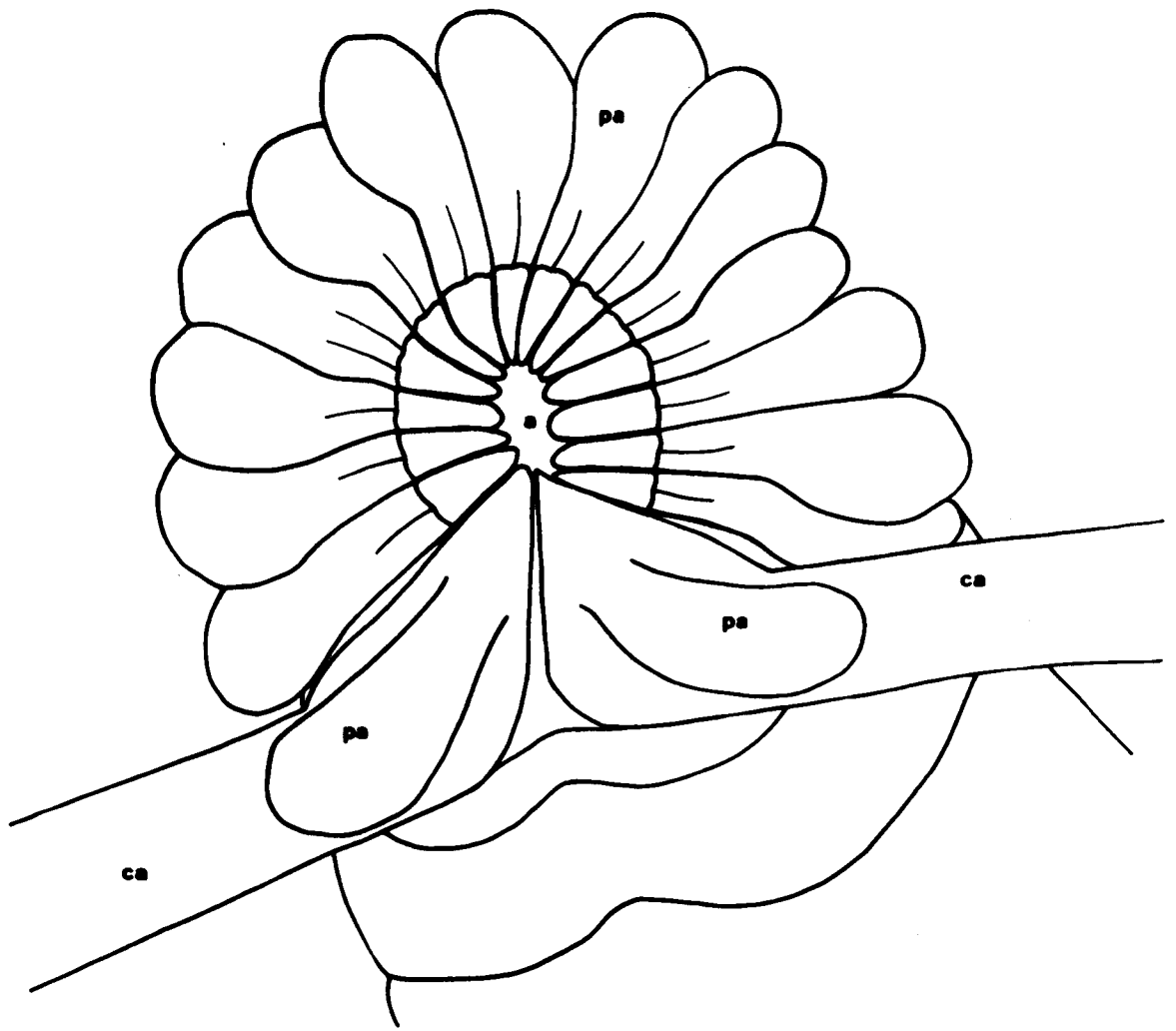


Figure 10

Pygidium de *N. pelagica* mâle éptoque. a, anus ; ca, cirres anaux ; pa, papilles pygidiales.



2 - Heteronereis femelles

Aucune modification morphologique appréciable du pygidium n'apparaît pendant l'hétéronéréidation chez les femelles des trois espèces étudiées.

II - STRUCTURE ET ULTRASTRUCTURE DU PYGIDIUM

Aucune différence importante n'a été observée chez les trois espèces étudiées, nous rendrons donc compte de nos observations de façon globale.

A - PYGIDIUM DE NEREIS ATOQUES

Nous décrirons successivement l'épiderme, la chaîne nerveuse, le tube digestif, la musculature et le système vasculaire.

1 - L'épiderme

L'épiderme (7 μ environ de hauteur) limité extérieurement par une cuticule ne présente pas de particularités. Son ultrastructure rappelle étroitement celle décrite au niveau des cirres parapodiaux.

Les cellules épidermiques restent en contact avec le milieu extérieur par de nombreuses microvillosités hérissant sa surface apicale et traversant la cuticule. Des vacuoles dont le contenu présente une densité électronique variable sont groupées dans leur région apicale. Le noyau occupe la région basale. Outre les organites cytoplasmiques classiques, les cellules épidermiques contiennent des inclusions de densité électronique élevée comparables à celles observées par BOILLY (1967) chez S. amica et représentant probablement du pigment ; nous n'avons jamais observé ces formations au niveau des cirres parapodiaux qui, d'ailleurs, ne sont pas (ou peu) pigmentés. De nombreux tonofilaments groupés en faisceaux orientés parallèlement et perpendiculairement à la surface complètent l'équipement de ces cellules. Au niveau du bourrelet circulaire limitant le disque pygidial, les cellules épidermiques sont beaucoup plus hautes (11 μ de hauteur) et contiennent beaucoup plus de tonofilaments. L'épiderme du pygidium est séparé du milieu externe par une cuticule (3-4 μ) dont la structure est identique à celle recouvrant les autres segments du corps.

2 - La chaîne nerveuse

Les deux connectifs constituant la chaîne nerveuse, normalement associés entre eux dans tous les autres segments du corps, s'écartent l'un de l'autre dans le pygidium. Chacun d'eux se dirige vers le cirre anal correspondant dans lequel il se prolonge en y constituant le nerf axial.

3 - Le tube digestif

Le tube digestif, légèrement déporté vers la face ventrale, figure approximativement l'axe antéro-postérieur de la région pygidiale. Sa paroi a une structure classique ; elle est composée d'un épithélium intestinal, d'une gaine musculaire. Un peu en arrière du bourrelet épidermique limitant le pygidium existe une valvule importante, au niveau de laquelle la paroi intestinale se soulève dans le coelome (crête intestinale) (Pl. XXVIII, fig. b).

4 - Musculature

Dans la région pygidiale, la musculature apparaît beaucoup plus réduite et moins variée que dans les autres segments du corps. En particulier, les muscles parapodiaux n'existent pas dans cette région dépourvue de parapodes ; en outre, les muscles longitudinaux dorsaux et ventraux ne se prolongent pas au delà du bourrelet épidermique. Le pygidium comprend trois types seulement de musculatures :

- une musculature sous-épidermique constituée uniquement par des faisceaux de fibres circulaires séparées de l'épiderme par une basale ;
- une musculature péri-intestinale isolée de l'épithélium intestinal par une basale et comprenant des fibres longitudinales internes et des fibres circulaires externes constituant un réseau ;
- une musculature radiaire constituée de petits faisceaux musculaires à disposition très lâche s'étirant entre la crête intestinale et le bourrelet épidermique au niveau desquels les fibres sont fixées (Pl. XXVII, fig. a).

Les fibres musculaires constituant ces faisceaux ont une structure néréidienne typique conforme au schéma élaboré par WISSOCQ (1971) ; il s'agit de fibres à double striation hélicoïdale dont les myofilaments, occupent la majeure partie du sarcoplasme ; suivant leur calibre, on distingue des myofilaments épais de 300 Å environ de diamètre et des myofilaments fins de 60 Å de

diamètre entourant les précédents.

5 - Système vasculaire

Dans la région pygidiale, les vaisseaux sanguins longitudinaux, dorsaux et ventraux cheminent à la surface du tube digestif jusqu'au niveau de la crête intestinale où ils sont reliés entre eux par une anse péri-intestinale.

Le pygidium apparaît totalement dépourvu de vaisseaux sanguins.

B - PYGIDIUM D'HETERONEREIS

L'étude de l'évolution du pygidium a été effectuée chez des N. pelagica mâles et femelles fixées toutes les 24 heures depuis la décérébration jusqu'à l'hétéronéréidation complète (environ 30 jours après la décérébration). L'évolution du pygidium de Nereis décérébrées s'est révélée conforme à celle d'invidius subissant une hétéronéréidation naturelle.

Chez P. cultrifera et Pl. dumerilii, nous avons seulement étudié le stade ultime de l'évolution du pygidium chez les Heteronereis.

Nous considérerons pour chacun des sexes l'évolution de l'épiderme et de la musculature pygidiale.

1 - Heteronereis mâles

a) L'épiderme

Aucune modification importante ne se manifeste pendant la première semaine suivant la décérébration. Vers le 7^e jour de petits mamelons apparaissent à proximité du bourrelet épidermique au niveau de zones de l'épiderme caractérisées par des cellules activées (cellules basophiles à gros nucléole) ; leur édification résulte de divisions mitotiques des cellules épidermiques (nous avons pu en dénombrer jusqu'à 6 au niveau de l'un de ces mamelons)(Pl. XXVII, fig. b). La prolifération épidermique se poursuit activement au niveau des mamelons jusqu'au 10^eme jour environ après la décérébration ; le rythme mitotique va ensuite diminuer mais se maintient à un niveau relativement bas (nous avons trouvé de 1 à 3 cellules seulement en division pour l'ensemble d'un pygidium 19 jours après la décérébration) jusqu'à trois semaines environ après la décérébration. Les mamelons épidermiques vont donc s'allonger considérablement. Ils se présentent sous la forme d'évaginations tentaculiformes du tégument : ils sont creux et communiquent directement avec la

cavité pygidiale ; leur paroi est constituée uniquement d'épiderme et de cuticule. Ces formations, en doigt de gant, constituent les papilles pygidiales. Chez la Nereis sub-épitoque des prolongements filiformes de la partie basale des cellules épidermiques s'insinuent dans la cavité de la papille où ils forment une sorte de feutrage. Chez l'Heteronereis, les cellules épidermiques des papilles présentent un aspect clair ; certaines d'entre elles (surtout dans la partie apicale de la papille) ont un noyau pycnotique. Ces aspects anormaux des cellules épidermiques traduisent une évolution particulière que nous avons pu suivre au microscope électronique.

Les premières manifestations de celle-ci apparaissent dès la deuxième semaine suivant la décérébration et concernent uniquement le cytoplasme ; elles se caractérisent essentiellement à ce stade par l'apparition de grandes plages claires limitées par une membrane ou non et contenant parfois des agrégats très denses aux électrons (Pl. XXX). Les mitochondries semblent vacuolisées et l'ergastoplasme apparaît souvent enroulé ; par contre, le noyau présente un aspect homogène qu'il conservera, à quelques exceptions près, jusque la fin de l'hétéronéréidation (Pl. XXX).

Chez l'Heteronereis, l'altération des constituants de la papille est très prononcée et ceci d'autant plus que l'on se rapproche de son extrémité apicale ; elle intéresse à la fois les cellules épidermiques et la cuticule.

(1) Les cellules épidermiques - Seul le cytoplasme de ces cellules présente des modifications importantes.

Dans la région basale de la papille, les constituants cytoplasmiques des cellules épidermiques sont répartis de façon quasi-uniformes mais présentent un aspect de type dégénérescent (disparition des crêtes des mitochondries, enroulement ou dilatation extrême du réticulum endoplasmique, apparition de nombreuses vésicules) (Pl. XXXI).

Dans la région moyenne et apicale des papilles, les organites cytoplasmiques peu nombreux et très altérés, sont regroupés dans la région péri-nucléaire (Pl. XXXII, fig. a et Pl. XXXIII) ; en outre, dans la partie apicale des papilles, la paroi des cellules épidermiques présente de nombreux points de rupture (Pl. XXXIII).

(2) La cuticule - La partie basale fibrillaire de la cuticule a disparu. Seule subsiste la partie apicale dont la densité électronique a considérablement diminué à un point tel que le matériel fibro-granulaire qu'elle renferme normalement n'est plus discernable ; en outre, son épaisseur diminue, particulièrement dans la partie apicale de la papille. A ce niveau d'ailleurs,

la cuticule apparaît rompue par endroits, vraisemblablement sous la poussée des microvillosités généralement groupées en faisceaux et hypertrophiées (Pl. XXXII). Chez les individus ayant libéré du sperme au cours d'une danse nuptiale, les cellules épidermiques et la cuticule situées à l'apex des papilles sont rompues de sorte que la cavité axiale des papilles communique librement avec le milieu ambiant (Pl. XXVIII, fig. d et Pl. XXVI, fig. e et f).

b) La musculature

Aucune modification appréciable n'apparaît en microscopie photonique au niveau de la musculature du pygidium pendant la première semaine suivant la décérébration. Par contre, vers le fin de la deuxième semaine (correspondant au stade d'apparition des lamelles parapodiales), la musculature circulaire sous-épidermique et péri-intestinale, située immédiatement en avant du bourrelet épidermique, ainsi que la musculature radiaire prennent un aspect particulier dû essentiellement au fait que leurs noyaux, devenus volumineux, et présentant un nucléole très apparent (1 à 2 μ de diamètre) font légèrement hernie sur la fibre musculaire du côté de la cavité pygidiale. En conséquence, les noyaux des faisceaux circulaires se trouvent d'un seul côté de cette musculature, alors que ceux de la musculature radiaire se situent sur les deux faces (antérieure et postérieure) regardant respectivement la cavité de la partie antérieure du pygidium et celle de la partie postérieure correspondant au pygidium proprement dit.

Le déplacement du noyau s'accuse nettement pendant la troisième semaine (période correspondant au développement des lamelles parapodiales). Néanmoins, en fin d'hétéronéréidation, la partie contractile de ces fibres musculaires reste prépondérante malgré l'accroissement important de l'hernie nucléaire (Pl. XXVII, fig. c). En outre, les faisceaux musculaires s'hypertrophient principalement au niveau de la musculature radiaire (Pl. XXVIII, fig. a et b). A ce stade, les faisceaux musculaires radiaires constituent une sorte de cloison ayant l'aspect d'une rosace (Pl. XXIX) dont chaque élément a la forme d'une coquille de noix s'ouvrant largement vers la partie antérieure de l'Annelide, le fond étant en vis-à-vis de l'extrémité caudale du pygidium ; chacun de ces éléments en logettes est situé dans l'axe d'une papille et fixé d'une part sur la crête intestinale et d'autre part sur la partie basale antérieure de la papille, à un niveau correspondant donc au bourrelet épidermique. Le fond de ces logettes peut, en outre, s'ouvrir en certains points sous la poussée du contenu coelomique (spermatozoïdes) qui peut ainsi gagner la cavité

pygidiale et donc les papilles (Pl. XXVIII, fig. c et d).

Au microscope électronique, les fibres musculaires circulaires et radiales pygidiales présentent un aspect particulier ; elles comprennent deux zones bien distinctes, une zone contenant un important matériel contractile, une zone dilatée renfermant le noyau et des organites cytoplasmiques divers.

La zone contractile rappelle l'aspect des fibres observées à l'état atonique bien que dans certains cas nous ayons remarqué un matériel homogène comparable à celui décrit par WISSOCQ (1971) au niveau des fibres néréidiennes en dégénérescence chez N. irrorata.

Dans la zone contenant le noyau existent, à côté des organites classiques plus ou moins altérés, de nombreuses vésicules, des figures de type myélinique (Pl. XXXIV, fig. b) et des amas de myofibrilles désorganisées (Pl. XXXIV, fig. a).

2 - Heteronereis femelles

Chez les individus femelles, l'épiderme ne subit aucune modification au niveau du pygidium. Par contre, la musculature circulaire située immédiatement en avant du bourrelet épidermique ou de la crête intestinale et la musculature radiale présentent des modifications rappelant celles observées chez le mâle ; en particulier, le noyau fait hernie à la surface de la fibre (à partir de la troisième semaine suivant la décérébration) toutefois la taille des hernies sarcoplasmiques est beaucoup plus réduite que chez les mâles (Pl. XXVII, fig. d).

III - DISCUSSION

Au cours de l'hétéronéréidation, le pygidium subit certaines modifications en relation avec le sexe. Nous discuterons successivement des transformations pygidiales puis du dimorphisme sexuel relatif au pygidium des Heteronereis.

1 - Les transformations pygidiales

Elles se traduisent par la mise en place de papilles pygidiales et par une modification de la musculature pygidiale.

a) Les papilles pygidiales

Elles n'apparaissent que chez le mâle. Il s'agit d'expansions épidermiques implantées sur le bord postérieur du bourrelet épidermique limitant le pygidium. Elles se présentent sous la forme de tubes aveugles dont la lumière est en relation avec la cavité pygidiale. Nous avons pu montrer que ces formations sont édifiées par prolifération mitotique de certaines zones de l'épiderme et non par division amitotique de ces cellules comme l'avait suggéré DEFRETIN (1949). D'autre part, nous avons pu constater, en particulier grâce à l'utilisation du microscope électronique, que ces papilles ne sont constituées que de cellules épidermiques banales recouvertes extérieurement d'une cuticule et dont la partie basale est en contact direct avec le contenu de la cavité pygidiale. Il convient en effet de signaler que les papilles sont dépourvues de cellules mésodermiques et de fibres nerveuses ce qui, sur le plan morphogénétique, pose un problème intéressant.

Après division, les cellules épidermiques constituant la paroi de la papille et la cuticule sus-jacente vont évoluer de façon remarquable. Les cellules épidermiques vont subir, principalement au niveau de l'apex de la papille, un processus de dégénérescence particulier caractérisé par la disparition progressive de leurs organites cytoplasmiques et l'hypertrophie de leur système microvillositaire traversant la cuticule. Au terme de leur évolution, les cellules apparaissent pratiquement vides et parfois rompues.

Corrélativement, la couche fibrillaire basale de la cuticule correspondante disparaît, alors que la couche apicale normalement de nature fibrogranulaire s'éclaircit considérablement. En fin d'évolution, la cuticule se présente donc comme une formation sans consistance, mince et apparemment fragile ; elle apparaît d'ailleurs souvent brisée par endroits.

La signification de cette évolution reste pour l'instant obscure mais intéressante à considérer. En effet, bien que nous ne sachions pas si l'évolution des cellules épidermiques résulte d'une autolyse ou de l'intervention de facteurs lytiques exogènes, on peut se demander quel est le déterminisme de ces modifications. Deux hypothèses peuvent être envisagées :

- il s'agit de l'accomplissement d'un programme inscrit dans le génome ; des phénomènes analogues sont connus (SAUNDERS et FALLON, 1966) ; dans cette hypothèse ce serait l'absence d'hormone cérébrale qui déclencherait le processus et révélerait ainsi la détermination particulière de ces cellules.

- l'involution des cellules épidermiques résulterait d'un isolement morphologique et physiologique de ces éléments par rapport au mésoderme et au tissu nerveux normalement sous-jacents.

En ce qui concerne la cuticule, nous avons déjà observé un phénomène analogue bien que moins prononcé (disparition seulement de la zone basale fibrillaire) au niveau des renflements et crénelures des cirres parapodiaux transformés (chapitre II). Il est possible que les modifications observées soient une conséquence du comportement des cellules épidermiques sous-jacentes comme nous l'avons déjà suggéré pour les cirres parapodiaux mais l'intervention d'une substance lytique à la fois sur l'épiderme et sa cuticule ne peut être exclue.

b) La musculature pygidiale

La musculature pygidiale est caractérisée essentiellement par la présence de fibres radiaires disposées en rosace autour du tube digestif au niveau du plan séparant le pygidium de la zone de prolifération ; ce diaphragme musculaire (DEFRETIN, 1949) existe à la fois chez les individus épitoques mâles et femelles mais aussi chez les individus atokes. Au cours de l'hétéronéréidation, les fibres musculaires radiaires vont s'hypertrophier ainsi d'ailleurs que les fibres circulaires pariétales et intestinales et leur noyau se déplace vers la périphérie de la fibre où il fera saillie. La fibre présente donc deux parties : une partie contenant le matériel contractile et une autre n'en contenant pas mais possédant le noyau. DEFRETIN (1949) avait déjà observé cette évolution particulière des fibres musculaires et en avait déduit qu'elles étaient à la fois de type néréidien et hétéronéréidien. L'observation de cette musculature au microscope électronique nous a permis de lever toute ambiguïté ; les fibres musculaires pygidiales sont de type néréidien bien qu'il y ait eu migration du noyau à la périphérie. En effet, le matériel contractile et notamment les myofilaments épais conservent les mêmes caractéristiques que dans les fibres néréidiennes et la zone axiale de la fibre n'est jamais envahie de mitochondries comme dans la fibre hétéronéréidienne (WISSOCQ, 1971) ; d'autre part, la zone périnucléaire de la fibre musculaire de pygidium d'Heteronereis diffère nettement de celle des fibres hétéronéréidiennes en particulier par la présence à ce niveau de nombreuses fibrilles en voie de désorganisation. Il apparaît donc que les fibres musculaires pygidiales subissent un début d'hétéronéréidation (migration du noyau) allant jusqu'au stade 2 a (ou au maximum 2 b), décrit par WISSOCQ (1971) chez N. irrorata, correspondant à l'apparition des lamelles parapodiales et au-delà duquel elles n'évoluent plus ou dégènèrent.

Les transformations pygidiales permettent donc la mise en place d'un système assurant l'évacuation du sperme lors de la danse nuptiale. En effet, on sait depuis longtemps (GRAVIER et DANTAN, 1928 ; DEFRETIN, 1949) qu'au cours de celle-ci, l'évacuation du sperme se fait au niveau de l'extrémité des papilles. Nos observations ultrastructurales nous permettent de comprendre comment l'évolution particulière des cellules épidermiques et de la cuticule assurent l'émission des spermatozoïdes après rupture de la paroi de l'apex de la papille. Le développement important des fibres musculaires radiaires aboutissant à la mise en place d'un dispositif, de type diaphragme, explique d'autre part comment l'animal contrôle l'évacuation du sperme ; nous verrons en effet (2ème partie) qu'une Heteronereis mâle est capable de participer activement à plusieurs fécondations en n'expulsant qu'une partie seulement de son sperme lors de chaque danse nuptiale.

2 - Le dimorphisme sexuel

Les modifications pygidiales, au cours de l'hétéronéréidation, sont intéressantes à considérer du point de vue dimorphisme sexuel. L'évolution musculaire et particulièrement celle des fibres radiaires constituant le diaphragme concerne les deux sexes mais à des degrés variés. Certains auteurs (HOFMANN, 1964) affirment même que le diaphragme n'existe pas chez les femelles de Pl. dumerilii ; il semble toutefois que ce ne soit pas le cas : le diaphragme existe aussi chez les femelles, il peut toutefois être détruit sous la poussée des ovocytes. Nous avons pu, en effet, constater la présence de ce diaphragme chez les femelles étudiées mais la transformation de ses fibres apparaît toujours moins prononcée que chez le mâle.

Le caractère sexuel le plus intéressant car facilement accessible et particulièrement démonstratif est représenté au niveau du pygidium par la présence de papilles constituant la rosette pygidiale et assurant l'évacuation du sperme. Ce caractère apparaît lié à la prolifération épidermique de certaines zones du pygidium ; il rappelle donc ceux mis en évidence au niveau de cirres parapodiaux, notamment les cirres parapodiaux dorsaux de la zone postérieure du corps qui développent des crénelures chez le mâle au cours de l'hétéronéréidation alors qu'ils restent lisses chez la femelle.

IV - CONCLUSION

Au cours de l'hétéronéréidation, le pygidium des Nereis mâles subit des modifications importantes qui permettent l'édification d'un système assurant l'évacuation du sperme au cours de la danse nuptiale. Elles se traduisent essentiellement par le développement à la surface du pygidium de tubes épidermiques aveugles à leur extrémité (papilles) en relation avec la cavité pygidiale, par prolifération mitotique de l'épiderme au niveau de zones particulières du pygidium. Après édification de la papille, les cellules épidermiques la composant et la cuticule sus-jacente subissent une involution spectaculaire particulièrement au niveau de l'apex de la papille ; aboutissant à la mise en place de zones de rupture. Pendant le même temps, la musculature subit une hypertrophie, notamment au niveau des fibres musculaires radiaires constituant le diaphragme pygidial, correspondant à un début d'hétéronéréidation ; toutefois, le matériel contractile de ces fibres reste du type néréidien. Ce diaphragme musculaire permettra de contrôler l'émission du sperme au cours de l'**essaiage**.

Chez les Heteronereis femelles, les papilles pygidiales n'apparaissent pas ; par contre, la musculature pygidiale subit aussi une hypertrophie analogue à celle des mâles bien que moins prononcée.

CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE

L'étude morphologique des cirres parapodiaux et du pygidium de Nereis au cours de l'hétéronéréidation montre que ces formations évoluent de façon particulière en fonction du sexe de l'animal.

Chez le mâle, les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux des premiers segments de la région antérieure non transformée du corps se renflent sur leur face interne et dans leur partie médiane ; par contre, la zone correspondante des cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure transformée du corps développe des crénelures. En outre, des papilles tubulaires apparaissent sur le pygidium.

Chez la femelle, les modifications ne se manifestent qu'au niveau des cirres parapodiaux dorsaux et ventraux des premiers segments de la région antérieure (renflement).

L'étude histologique et ultrastructurale de ces transformations ont permis de constater - que les nouvelles formations pouvant apparaître sur certains cirres parapodiaux et le pygidium au cours de l'hétéronéréidation résultent d'une activité mitotique et sécrétoire (au niveau des cirres) importante de l'épiderme des zones concernées ;

- que les structures édifiées au niveau de certains cirres parapodiaux (renflement et crénelures) représentent des complexes cellulaires dont la nature chémoréceptrice semble probable mais reste à démontrer (voir deuxième partie) ;

- que les modifications apparaissant au niveau du pygidium des mâles (papilles pygidiales en particulier) sont vraisemblablement liées à l'émission du sperme (deuxième partie).

DEUXIEME PARTIE

ETUDE PHYSIOLOGIQUE DES CIRRES PARAPODIAUX
AU COURS DE L'ESSAIMAGE.

Au cours de l'hétéronéréidation, les Néréidiens subissent d'importantes modifications somatiques. Les plus connues sont relatives à l'apparition dans une région donnée du corps de formations parapodiales spéciales telles que les lamelles et les soies hétéronéréidiennes dont la fonction est de permettre la nage particulièrement rapide (= danse nuptiale) que les Heteronereis adoptent lors de l'essaimage. Nous avons vu dans la première partie que d'autres transformations affectent aussi les parapodes ; celles-ci, beaucoup plus discrètes, sont spécifiques du sexe. Chez le mâle, les cirres dorsaux des parapodes portant des lamelles et soies natatoires (= région postérieure du corps chez les Néréidiens étudiés) deviennent crénelés dans leur partie médiane ; les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux des premiers segments de la région du corps non transformée subissent par contre un renflement caractéristique ; toutefois, le nombre de segments affectés par cette transformation peut différer suivant le sexe. Cependant, contrairement aux formations parapodiales natatoires, la fonction des renflements et des crénelures n'est pas connue ; au plus pouvons-nous leur attribuer une fonction sensorielle d'après leur structure mais sans pour autant le prouver. Nous nous attacherons donc dans cette partie à étudier leur rôle par l'expérimentation. Celle-ci sera conduite uniquement sur des Nereis complètement épitoques (récoltées en essaimage) puisque c'est au terme de l'hétéronéréidation que ces formations atteignent leur maximum de développement. Un deuxième caractère sexuel important apparaît au cours de l'hétéronéréidation : les papilles pygidiales caractéristiques du sexe mâle ; nous envisagerons aussi leur fonction au cours de l'essaimage.

CHAPITRE V

ROLE DES FORMATIONS SEXUELLES SOMATIQUES (RENFLEMENT, CRENELURES DES CIRRES PARAPODIAUX, PAPILLES PYGIDIALES) CHEZ LES HETERONEREIS EN ESSAIMAGE.

L'essaimage des Heteronereis est un phénomène particulièrement spectaculaire qui a retenu depuis longtemps l'attention des naturalistes. En particulier, l'essaimage des Platynereis dumerilii a été décrit par divers auteurs (HEMPELMANN, 1911 ; HERPIN, 1928 ; FAGE et LEGENDRE, 1927 ; GRAVIER et DANTAN, 1928 ; RANZI, 1931 a et b ; GEORGEVITCH, 1938 ; KISSELEVA, 1957) ; par contre, étant donné la fragilité du matériel, l'étude expérimentale de ce phénomène n'a pratiquement jamais été abordée.

Nous rappellerons donc brièvement dans ce chapitre les modalités de la danse nuptiale avant d'exposer les résultats de l'étude expérimentale que nous avons pu mener sur des Heteronereis capturées en essaimage.

I - MATERIEL ET TECHNIQUES

Toutes les observations et expériences ont été effectuées sur Platynereis dumerilii. Cette Annélide essaime massivement en juin, juillet et août à certaines périodes du cycle lunaire et présente donc l'avantage de pouvoir être récoltée abondamment à une époque où les conditions atmosphériques ne risquent pas d'entraver les sorties en mer. Les captures des Heteronereis ont été réalisées dans le bassin d'Arcachon (août 1965) et à proximité des côtes de Luc-sur-Mer (août 1966, juillet et août 1967, 1968 et 1969) au cours de pêches nocturnes (de 22 heures à 1 heure) à la lumière et au moment du premier et du dernier quartier lunaire (la veille, le jour même et le lendemain du quartier). Les Platynereis sont isolées aussitôt après leur capture dans un récipient contenant un peu d'eau de mer et du papier filtre ; elles sont ensuite ramenées au laboratoire et expérimentées la nuit même et le lendemain (en cas d'attente prolongée avant l'expérimentation, les Platynereis sont placées au réfrigérateur à 10° C. Seuls les individus intacts et n'ayant pas émis leurs produits génitaux ont été retenus dans notre travail.

Le protocole expérimental est le suivant : chaque couple d'Annélides, témoins ou opérées, est placé dans un cristalliseur de petite taille (environ 15 centimètres de diamètre) contenant 100 ml d'eau de mer filtrée et à la température de 18-20° C. Le comportement des deux partenaires est observé et le temps séparant le rapprochement des sexes de l'émission des produits génitaux chronométré.

Un grand nombre d'opérations variées ont été effectuées ; pour plus de commodité le détail de chacune d'entre elles sera décrit au moment opportun au cours de l'exposé. Elles ont toutes été pratiquées au microscope stéréoscopique binoculaire après anesthésie dans une solution de chlorure de magnésium à 77,7 g par litre dans de l'eau distillée. L'influence de l'anesthésie et de l'exposition prolongée des animaux à la lumière de l'épilampe a été éprouvée ; elle s'est révélée comme étant sans effet. Dans tous les cas, les individus opérés n'ont été mis en présence d'un partenaire qu'après disparition complète des effets de l'anesthésie.

II - OBSERVATIONS - RESULTATS

Nous décrirons successivement la danse nuptiale, le mécanisme de l'émission des produits génitaux puis nous aborderons les problèmes relatifs à la fonction des cirres parapodiaux transformés et à la nature de la stimulation déclenchant la danse nuptiale.

A - LA DANSE NUPTIALE

Chez un certain nombre d'Annélides Polychètes, la reproduction s'effectue à l'occasion d'essaimage, le plus souvent nocturnes, et dont la périodicité coïncide avec les phases lunaires. Généralement, l'émission des produits génitaux a lieu au terme d'une danse nuptiale caractéristique. Ce mode de reproduction a été observé chez les espèces les plus diverses (HERPIN, 1925-1926 ; FAGE et LEGENDRE, 1927 ; GRAVIER et DANTAN, 1928) et tout particulièrement chez les Néréidiens. Pour Pl. dumerilii, dans la Manche et l'Atlantique, l'époque la plus favorable de l'essaimage se situe lors du premier et du dernier quartier lunaire (DURCHON, inédit) des mois de juin, juillet et août et au début de la nuit (à partir de 22 heures). L'intensité de l'essaimage varie d'ailleurs beaucoup pour un lieu donné et, en dépit du grand nombre de pêches nocturnes effectuées dans le cadre de ce travail (une quarantaine environ), nous n'avons pas pu apprécier l'importance des facteurs

physiques et météorologiques intervenant sur l'essaimage qui se présente donc comme un phénomène obéissant à certaines règles mais néanmoins relativement capricieux. Quant à la danse nuptiale, elle est bien connue et a déjà fait l'objet d'observations (HEMPELMANN, 1911 ; HERPIN, 1923 a ; FAGE et LEGENDRE, 1927). Nous relaterons donc nos observations brièvement d'autant plus qu'il est particulièrement difficile de "visualiser" à l'aide de mots les figures aussi rapides que complexes accomplies par les deux partenaires d'un couple au cours d'une danse nuptiale *.

Lorsque la pêche est favorable, la remontée des Heteronereis s'amorce après un temps plus ou moins long (en général de 30 minutes à 1 heure après la mise en service du phare éclairant la zone de pêche). D'abord on aperçoit quelques Platynereis reconnaissables à leur blancheur sillonnant la surface de la mer à grande vitesse ; puis les Heteronereis sont de plus en plus nombreuses ; elles se déplacent en tous sens et forment, au hasard des rencontres, des couples qui entament alors la danse nuptiale. La densité en Heteronereis à la surface de la mer atteint vite son maximum (environ 30 à 45 minutes après la remontée des premières Heteronereis); les plus fortes densités ont été observées dans le bassin d'Arcachon où au cours de certaines pêches, nous avons pu dénombrer jusqu'à environ 12 à 15 Heteronereis par décimètre carré de la surface éclairée (de 5 à 10 m²). Malheureusement de telles pêches sont inexploitable, car dans ces conditions, il est pratiquement impossible de prélever des Heteronereis mâles ou femelles n'ayant pas eu de contact avec un partenaire de sexe opposé ; d'autre part comme la température extérieure, relativement élevée dans cette région, ne permet pas une bonne survie des Heteronereis, nous avons dû renoncer à cette station pourtant particulièrement propice sur le plan quantitatif. A Luc-sur-Mer par contre, les conditions de nos récoltes se sont avérées plus favorables ; en effet, nous n'avons jamais été gênés par la densité en Heteronereis qui est toujours moins importante qu'à Arcachon et la fraîcheur de la nuit permet de ramener au laboratoire un matériel en bon état.

Au cours d'un essaimage en mer il est difficile d'observer la danse nuptiale dans tous ses détails ; aussi l'avons nous étudiée au laboratoire dans un cristalliseur contenant un couple d'Heteronereis. Avant que les Heteronereis ne se soient rencontrées ou rapprochées suffisamment, elles se déplacent en

* Nous illustrerons ce comportement par la projection de séquences cinématographiques prises à vitesse normale et au ralenti (200 images/seconde).

pratiquant une nage par ondulation du corps comme les individus atiques ; toutefois, le déplacement est plus rapide que chez ces derniers, l'amplitude des ondulations plus petite et leur fréquence plus grande. A partir du moment où chacune des Heteronereis s'est rendue compte de la présence du partenaire de sexe opposé les événements vont se précipiter : la danse nuptiale commence. Le comportement nuptial de Pl. dumerilii est caractéristique et se répète toujours identique à lui-même pour tous les couples d'Heteronereis étudiés. Il comprend trois phases successives de courte durée : (1) accélération brutale de la nage, (2) nage très rapide en cercles étroits, (3) émission de produits génitaux. Le temps qui sépare le rapprochement des sexes de l'émission des produits génitaux est toujours très court (au maximum deux minutes, en moyenne), dans le cas d'individus ayant subi une anesthésie le temps est compris entre 2 et 8 minutes au maximum. Nous décrirons rapidement chacune de ces trois phases.

1 - Première phase (accélération brutale de la nage)

Les Heteronereis accélèrent brutalement leur nage dès qu'elles se sont perçues ; le type de nage pratiqué reste cependant le même que précédemment, seule la fréquence des mouvements est augmentée. A ce stade, il s'agit encore de déplacements désordonnés ne suivant pas un plan déterminé : les Heteronereis sillonnent l'eau des cristallisoirs en tous sens.

2 - Deuxième phase (nage en cercles étroits)

Quelques instants après avoir accéléré leur nage, les Heteronereis se mettent subitement à arquer leur corps (face dorsale concave, face ventrale convexe) et à décrire dans un seul plan, d'orientation variée, des cercles étroits (diamètre moyen de deux centimètres environ) à très grande vitesse face dorsale à l'intérieur du cercle. En général, les mouvements des deux Heteronereis sont synchronisés, mais il arrive qu'un décalage plus ou moins important se produise entre les différentes phases de la danse nuptiale des deux partenaires du couple. Le plus souvent le mâle nage autour de la femelle en décrivant des cercles étroits dans un plan perpendiculaire à l'axe de celle-ci. Il arrive cependant que chaque Heteronereis évolue pour son propre compte bien qu'à proximité immédiate l'une de l'autre ; il ne semble donc pas exister de coordination précise des figures de danse des deux partenaires.

3 - Troisième phase (émission des produits génitaux)

Au cours de cette nage effrénée en cercles étroits qui représente la phase d'excitation maximum les Heteronereis émettent leurs produits génitaux. Il n'y a pas d'ordre déterminé, il semble que ce soit l'Heteronereis la plus excitée qui expulse ses produits génitaux la première ; cette première émission entraîne automatiquement le partenaire à en faire autant dans un délai très bref. La femelle se libère de tous ses ovocytes et au fur et à mesure que ceux-ci quittent le corps sa vitesse se ralentit jusqu'à devenir pratiquement nulle : elle tombe alors sur le fond où elle conserve le plus souvent sa position arquée et continue à décrire des cercles, couchée sur le flanc. Il est vraisemblable que la diminution progressive de l'intensité des mouvements de la femelle résulte de la baisse graduelle de la pression hydrostatique interne par évacuation du contenu coelomique. Le mâle n'expulse qu'une partie seulement de ses produits génitaux au cours d'une danse nuptiale et peut donc participer, contrairement à la femelle, à un nombre important de fécondations; corrélativement la vitesse de son déplacement n'apparaît pas altérée par l'émission de sperme. Néanmoins au bout d'un certain temps après le déclenchement de la danse nuptiale le mâle peut cesser tout mouvement et rester immobile sur le fond ; dans tous les cas cependant il cesse de nager en cercles étroits, mais peut maintenir parfois pendant un temps relativement long ou reprendre à plusieurs reprises une nage rapide analogue à celle pratiquée avant la danse nuptiale.

B - MECANISME DE L'EMISSION DES PRODUITS GENITAUX

1 - Ovocytes

Comme nous venons de le dire les ovocytes sont évacués en une seule fois ; une observation attentive a permis de constater que l'émission de ces éléments se fait presque toujours par des déchirures de la paroi du corps de la zone pré-pygidiale de l'Heteronereis.

2 - Spermatozoïdes

Le contenu coelomique des mâles est évacué au niveau de l'extrémité des papilles pygidiales ; le pygidium des Heteronereis mâles se présente donc comme une pomme d'arrosoir dont chaque trou est représenté par l'apex de chacune des papilles.

3 - Origine de la force provoquant l'expulsion des produits génitaux

Au cours de la nage en cercles étroits les Heteronereis apparaissent fortement contractées et réduites pratiquement à leur dimension minimum par tassement des segments les uns contre les autres. Au moment de l'expulsion des produits génitaux nous avons remarqué un mouvement de va-et-vient de la trompe à l'intérieur du corps dans le sens antéro-postérieur, analogue à celui d'un piston. Afin de vérifier le rôle de cet organe dans l'expulsion des produits génitaux nous avons étudié le comportement d'Heteronereis dont la trompe avait été préalablement extirpée chirurgicalement en prenant soin de ne pas briser les connexions nerveuses entre la chaîne nerveuse et le cerveau (collier périoesophagien). Les Heteronereis opérées restent capables de nager en cercles étroits à vitesse rapide comme les témoins mais n'ont pu dans aucun cas expulser leurs produits génitaux. L'émission peut néanmoins se faire chez les individus opérés à condition que l'on pratique une incision au niveau du corps ou du pygidium. Il semble donc que le mouvement de piston de la trompe à l'intérieur du corps soit nécessaire pour créer sur le contenu coelomique une pression suffisante pour provoquer les déchirures de la paroi pygidiale des femelles et l'ouverture des papilles pygidiales des mâles, et par là même l'émission des produits génitaux.

C - FONCTION DES CIRRES PARAPODIAUX TRANSFORMES

1 - Techniques

Le protocole expérimental de cette étude a consisté à étudier le comportement des deux partenaires d'un couple dont l'un (mâle ou femelle) a été privé :

- soit des cirres parapodiaux transformés,
- soit des cirres parapodiaux non transformés,
- soit des appendices tentaculiformes ou non, tels que les cirres tentaculaires, les antennes, les palpes,
- soit de connexions nerveuses entre cirres parapodiaux - cerveau - organe effecteur par :
 - décapitation
 - décérébration
 - section du corps en deux tronçons
 - section de la chaîne nerveuse
 - immédiatement après le péristomium

TABIEAU 5

Comportement des couples de Pl. dumerilii
(femelle opérée x mâle normal)

Types d'expériences	Emission des produits génitaux					
	mâles			femelles		
	+	:	-	+	:	-
Ablation des cirres parapodiaux antérieurs renflés (15)	6	:	9	1	:	14
Ablation des cirres parapodiaux dorsaux renflés (4)	4	:	0	4	:	0
Ablation des cirres parapodiaux non transformés (6)	6	:	0	6	:	0
Ablation des cirres tentaculaires, des antennes et des palpes (7)	7	:	0	7	:	0
Décapitation (6)	6	:	0	0	:	6
Décérébration (8)	8	:	0	0	:	8
Section du corps en deux tronçons		:			:	
- tronçon antérieur (9)	9	:	0	9	:	0
- tronçon postérieur (9)	5	:	4	0	:	9
Section de la chaîne nerveuse		:			:	
. immédiatement après le péristomium (5)	5	:	0	0	:	5
. à différents niveaux de la zone non transformée		:			:	
- tronçon antérieur (4)	4	:	0	4	:	0
- tronçon postérieur (4)		:		0	:	4
. entre la partie antérieure non transformée et la partie postérieure transformée		:			:	
- tronçon antérieur (5)	5	:	0	5	:	0
- tronçon postérieur (5)	5	:	0	0	:	5
. au milieu de la zone transformée		:			:	
- tronçon antérieur (3)	3	:	0	3	:	0
- tronçon postérieur (3)	3	:	0	0	:	3
Section du vaisseau dorsal (6)	6	:	0	6	:	0

Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre de couples soumis à l'expérience.

Nous avons indiqué le nombre de Platynereis ayant émis leurs produits génitaux dans les colonnes désignées par le signe + ; celles n'ayant pas émis leurs produits génitaux sont groupées dans les colonnes -.

- à différents niveaux de la partie non transformée du corps
- entre la partie antérieure non transformée et la partie postérieure transformée
- au milieu de la partie transformée.

2 - Résultats

Ils sont groupés dans les tableaux 5 et 6 et ont déjà fait l'objet d'une publication (BOILLY-MARER, 1967).

Toutes les Platynereis opérées ont une nage rapide semblable à celle des témoins mais présentent ou non les différentes phases de la danse nuptiale suivant le type d'opération effectuée. Pour plus de commodité, nous prendrons comme critère de réaction l'émission des produits génitaux puisqu'elle représente le terme ultime et logique de la danse nuptiale.

Nous décrirons successivement le comportement de l'individu opéré (mâle ou femelle) en présence d'un partenaire normal, puis celui d'une Platynereis normale en présence d'un partenaire opéré après (a) ablation des cirres parapodiaux transformés, (b) ablation des cirres parapodiaux non transformés ou d'organes tentaculiformes ou non, (c) rupture des connexions nerveuses entre cirres parapodiaux - cerveau - organe effecteur.

a) Ablation des cirres parapodiaux transformés

α) Comportement de l'individu opéré en présence d'un partenaire normal

• Femelle opérée

- Ablation des cirres parapodiaux antérieurs renflés dorsaux et ventraux : sur 15 femelles éprouvées une seule a émis les ovocytes et encore 35 minutes seulement après le début de l'expérience.

- Ablation des cirres parapodiaux antérieurs renflés dorsaux seulement (les cirres parapodiaux ventraux renflés restant en place) : toutes les femelles éprouvées ont émis les ovocytes dans un délai normal.

TABIEAU 6

Comportement des couples de Pl. dumerilii
(femelle normale x mâle opéré)

Types d'expériences	Emission des produits génitaux			
	mâles		femelles	
	+	-	+	-
Ablation des cirres parapodiaux transformés (renflés et crénelés) (14)	0	14	14	0
Ablation des cirres parapodiaux antérieurs renflés (6)	1	5	6	0
Ablation des cirres parapodiaux crénelés (5)	5	0	5	0
Ablation des cirres tentaculaires, des antennes et des palpes (7)	7	0	7	0
Décapitation (7)	0	7	7	0
Décérébration (5)	0	5	5	0
Section du corps en deux tronçons				
- tronçon antérieur (3)	3	0	3	0
- tronçon postérieur (3)	0	3	3	0
Section de la chaîne nerveuse				
. immédiatement après le péristomium (6)	0	6	6	0
. entre la partie antérieure non transformée et la partie postérieure transformée				
- tronçon antérieur (4)	4	0	4	0
- tronçon postérieur (4)	0	4	4	0
Section du vaisseau dorsal (5)	5	0	5	0

Les chiffres entre parenthèses correspondent au nombre de couples soumis à l'expérience.

Nous avons indiqué le nombre de Platynereis ayant émis leurs produits génitaux dans les colonnes désignées par le signe + ; celles n'ayant pas émis leurs produits génitaux sont groupées dans les colonnes -.

• Mâle opéré

- Ablation de tous les cirres parapodiaux transformés (renflés et crénelés) : aucune émission de sperme.

- Ablation des cirres parapodiaux antérieurs renflés (restent les cirres parapodiaux crénelés) : sur 6 mâles éprouvés, un seulement a émis ses produits génitaux.

- Ablation des cirres parapodiaux crénelés (restent les cirres parapodiaux renflés) : tous les mâles (5) ont libéré du sperme.

β) Comportement d'une Platynereis normale en présence d'un partenaire opéré

• Femelle normale

Toutes les femelles ont émis leurs ovocytes en présence d'un mâle privé de tout ou d'une partie seulement de ses cirres transformés.

• Mâle normal

La plupart des mâles (9 sur 15) mis en présence d'une femelle privée de tous ses cirres parapodiaux renflés n'ont pas émis leurs produits génitaux ; ils se sont néanmoins comportés normalement en présence d'une femelle pourvue d'une partie de ses cirres parapodiaux transformés (cirres ventraux).

b) Ablation des cirres parapodiaux non transformés, ou de formations tentaculiformes^{ou} non (cirres tentaculaires, antennes, palpes)

α.) Comportement de l'individu opéré en présence d'un partenaire normal

Il y a émission de produits génitaux dans tous les cas qu'il s'agisse d'un individu mâle ou femelle.

β) Comportement d'une Platynereis normale en présence d'un partenaire opéré

Les individus normaux mâles ou femelles mis en présence d'un partenaire dépourvu de cirres parapodiaux non transformés ou de cirres tentaculaires, d'antennes et de palpes se comportent comme les témoins.

c) Rupture des connexions nerveuses entre cirres parapodiaux - cerveau - organe effecteur

Nous considérerons le comportement de l'individu opéré puis de l'individu normal après section des connectifs nerveux tout à fait antérieurement puis sur le trajet de la chaîne nerveuse.

α) Comportement de l'individu opéré en présence d'un partenaire normal

- Rupture des connexions nerveuses à un niveau très antérieur par décapitation, décérébration ou section de la chaîne nerveuse immédiatement en arrière du péristomium. Dans ces conditions l'individu opéré, qu'il soit mâle ou femelle, n'émet jamais ses produits génitaux.

- Rupture des connexions nerveuses sur le trajet de la chaîne nerveuse par section de celle-ci dans la région non transformée (antérieure), ou dans la région transformée (postérieure), ou encore entre ces deux régions.

Dans ce cas, les deux parties de l'Annélide situées de part et d'autre de la section de la chaîne nerveuse se comportent différemment. En effet, la partie de la Platynereis située antérieurement à la section réagit toujours comme un individu intact : elle prend une position arquée et entraîne l'Heteronereis dans une nage en cercles étroits ; d'autre part, elle évacue ses produits génitaux (en totalité pour la femelle, partiellement pour le mâle) comme au cours d'une danse nuptiale normale, l'émission des produits génitaux se faisant dans ce cas par la plaie pratiquée au niveau de la chaîne nerveuse. Par contre, la partie postérieure ne se libère pas de ses produits génitaux et ne semble pas participer activement à la danse nuptiale : elle n'est pas arquée et se laisse seulement entraîner par la partie antérieure dans la nage en cercles étroits. Nous avons pu nous assurer que l'incision des téguments n'intervient pas dans ce comportement et que c'est la section de la chaîne nerveuse seule qui peut rendre compte de celui-ci ; en effet une Heteronereis dont le

vaisseau dorsal a été sectionné par une incision dorsale se comporte comme des Heteronereis normales.

β) Comportement d'une Platynereis normale en présence d'un partenaire opéré

Dans toutes les expériences de section des connectifs nerveux entre cirres parapodiaux, cerveau et organe effecteur, les individus normaux (mâles ou femelles) placés en présence d'un partenaire opéré se comportent comme en présence d'une Platynereis normale.

3 - Discussion

Nous considérerons d'abord le comportement des individus opérés en présence d'un partenaire non opéré de sexe opposé puis celui d'Heteronereis normale placée dans un cristallisoir contenant une Platynereis opérée.

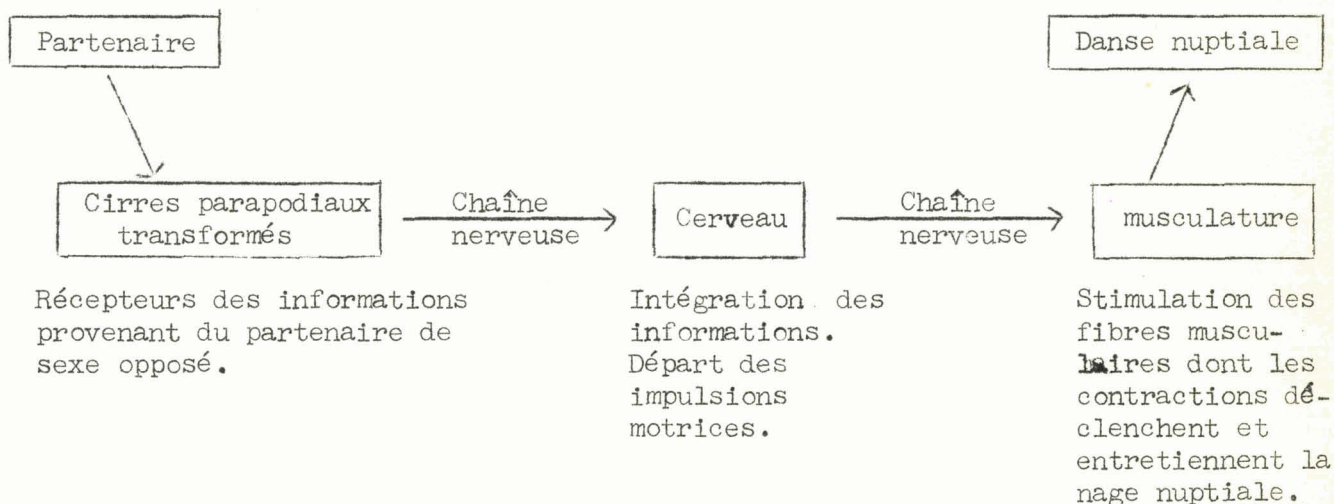
a) Comportement des individus opérés

Il y a danse nuptiale et en particulier émission des produits génitaux dans la mesure où l'Heteronereis opérée possède une partie au moins de ses cirres parapodiaux transformés. Il semble cependant que chez les mâles les cirres crénelés soient beaucoup moins indispensables dans le déclenchement de la danse nuptiale que les cirres renflés. Privés de tous leurs cirres parapodiaux transformés les Heteronereis ne présentent jamais les signes de la danse nuptiale et n'émettent donc pas leurs produits génitaux en présence d'un et même plusieurs (nous en avons placé jusqu'à 5) partenaires normaux de sexe opposé : ils se comportent comme si ces derniers n'existaient pas. Par contre, l'ablation des cirres parapodiaux non transformés (ou d'une partie seulement des cirres transformés) ou des cirres tentaculaires, des antennes et des palpes ne perturbe pas le comportement des Heteronereis qui entrent en danse nuptiale dans un délai normal.

Il apparaît donc que les cirres parapodiaux transformés permettent à une Heteronereis de percevoir son partenaire ; ce seraient les informations relatives à la présence de celui-ci et perçues au niveau des cirres parapodiaux transformés qui déclencheraient la danse nuptiale. A ce propos, il est intéressant de signaler ici que le non déclenchement de la danse nuptiale et donc l'absence d'émission de produits génitaux peut être obtenu non seulement par ablation des cirres parapodiaux transformés, mais aussi en rompant les connexions

existant entre le cerveau et la chaîne nerveuse (par décapitation, décérébration ou section de la chaîne nerveuse immédiatement en arrière du péristomium.

D'autre part, le fait qu'une section plus postérieure de la chaîne nerveuse permette la nage nuptiale et l'émission des produits génitaux uniquement dans la partie du corps située antérieurement à la section de la chaîne nerveuse suggère que les informations, recueillies au niveau des cirres parapodiaux transformés, sont transmises sous la forme d'impulsions motrices à la musculature intervenant dans la nage nuptiale et l'émission des produits génitaux via le cerveau et la chaîne nerveuse. Il n'existerait donc pas un arc réflexe à "voie courte" "cirres parapodiaux transformés → chaîne nerveuse → musculature", mais un circuit nerveux beaucoup plus élaboré passant par le cerveau et qui pourrait être schématisé de la manière suivante :



b) Comportement de Platynereis normales mises en présence d'Heteronereis opérées

Toutes les Heteronereis normales évoluant en présence d'un partenaire opéré de sexe opposé se comportent comme en présence d'une Heteronereis normale à l'exception toutefois des mâles placés en présence de femelles dépourvues de cirres parapodiaux renflés ; en effet dans ce cas la plupart (9 sur 15) des Heteronereis mâles n'ont pas émis leurs produits génitaux ce qui laisse suggérer qu'une partie au moins des informations déclenchant la danse nuptiale du mâle pourrait provenir des cirres parapodiaux renflés de la femelle. Il convient cependant de signaler que les mâles présentent parfois, contrairement aux femelles, un comportement particulièrement capricieux au laboratoire ;

il y a donc lieu de tenir compte de ce facteur dans l'interprétation de ce comportement dont l'étude sera abordée au chapitre suivant relatif à l'origine des stimulations provenant du partenaire.

D - NATURE DE LA STIMULATION DECLANCHANT LA DANSE NUPTIALE

Nous venons de voir que les cirres parapodiaux transformés des Heteronereis recueillent des informations provenant du partenaire de sexe opposé et à l'origine des impulsions motrices provoquant la danse nuptiale. Nous nous proposons de rechercher maintenant la nature de cette stimulation.

1 - Techniques

Trois types de stimulus (mécanique, photique, chimique) ont été envisagés comme pouvant être à l'origine du déclenchement du mécanisme conduisant à l'émission des produits génitaux.

Les stimulus mécaniques sont produits en bousculant l'animal à l'aide d'un instrument ou à l'occasion de heurts entre l'Heteronereis et un objet fixe (baguette en verre, grillage, boîte de Pétri), ou contre un individu du même sexe ou d'une autre espèce.

Les stimulus photiques sont appréciés en aveuglant l'Heteronereis étudiée par ablation élective des yeux.

Les stimulus chimiques sont recherchés à partir de substances provenant du sexe opposé et obtenues par homogénéisation d'Heteronereis par ponction du contenu coelomique. L'homogénat d'Heteronereis ou le produit de ponction coelomique, le surnageant de centrifugation (9000 t/mn ou 5000 t/mn pendant 15 mn à 4° C) de l'homogénat ou du contenu coelomique sont éprouvés respectivement par addition à l'eau de mer. Ces produits ont aussi été utilisés après chauffage à 60° C pendant 15 minutes.

Les tests sont pratiqués sur des individus intacts, de sexe opposé à celui des donneurs et sur des Heteronereis privées de leurs cirres parapodiaux transformés (cirres parapodiaux antérieurs renflés pour les femelles, cirres parapodiaux antérieurs renflés et cirres dorsaux crénelés pour les mâles).

Tableau 7

Pourcentage d'émissions des produits génitaux chez des Pl. dumerillii mises en présence de substances provenant du sexe opposé.

	Homogénéat d' <u>Heteronereis</u>	Contenu coelomique	Surnageant d'un homogénéat d' <u>Heteronereis</u>	du contenu coelomique	Surnageant d'un homogénéat d' <u>Heteronereis</u> chauffé à 60°C	du contenu coelomique chauffé à 60°C
♂ intacts	66 % (12)	54 % (24)	73 % (15)	59 % (21)	0 % (5)	0 % (6)
♀ intactes	73 % (34)	100 % (15)	88 % (17)	90 % (23)	0 % (5)	0 % (10)
♂ opéré	0 % (6)	0 % (10)	0 % (7)	0 % (5)	-	-
♀ opérée	0 % (7)	0 % (10)	0 % (9)	0 % (5)	-	-

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre d'individus éprouvés. Les tirets (-) correspondent à des observations non effectuées.

2 - Résultats

a) Heteronereis n'ayant pas subi l'ablation des cirres parapodiaux transformés

α) Stimulus mécaniques

Les stimulus mécaniques (chocs) provoquent une accélération momentanée de la nage ; cette réaction n'est qu'assez rarement suivie d'une émission de produits génitaux (10 à 25 % d'émissions observées surtout chez les femelles).

β) Stimulus photiques

Les Heteronereis aveugles mises en présence d'un partenaire normal se déplacent pour la plupart de façon un peu plus saccadée et moins coordonnée que normalement mais entrent en danse nuptiale presque dans les mêmes délais que les témoins, l'émission des produits génitaux ayant lieu dans les deux minutes suivant le rapprochement des sexes.

Dans quelques cas, cependant, l'Heteronereis aveugle apparaît incapable de soutenir une nage continue et prolongée avec son partenaire ; elle est rapidement distancée, s'arrête et se laisse tomber sur le fond du cristallisoir ; le partenaire normal revient alors vers elle passe à proximité et parfois frôle avec sa face ventrale la partie dorsale antérieure de l'individu aveugle ; celui-ci manifeste à chaque passage une agitation momentanée, puis l'excitation augmentant le comportement des deux Platynereis s'inscrit bientôt dans le schéma normal de la danse nuptiale et l'émission des ~~gamètes~~ se produit (10 minutes environ après le début de l'expérience).

γ) Stimulus chimiques (tableau 7)

Les résultats obtenus montrent que les substances utilisées, sans chauffage préalable, déterminent chez une Pl. dumerilii le comportement typique qu'elle aurait en présence d'un partenaire du sexe opposé. Toutefois les émissions de produits génitaux chez les mâles sont moins fréquentes que dans les conditions naturelles.

Chaque substance ajoutée en petite quantité à l'eau de mer (3 à 10 gouttes) reste localisée pendant les 2 à 3 mn que dure l'expérience dans une zone relativement restreinte (environ 4 cm de diamètre). Généralement les individus observés réagissent de façon spectaculaire dès qu'ils entrent dans cette zone (bref temps d'arrêt, danse nuptiale qui s'interrompt si l'individu

quitte accidentellement la zone, et dans ce cas, retour en arrière pour y pénétrer à nouveau, émission des produits génitaux). Les différents milieux (contenu coelomique, homogénat d'Heteronereis, liquides surnageants) perdent tout pouvoir excitant sur l'autre sexe s'ils sont maintenus à 60° C pendant 15 mn.

b) Heteronereis ayant subi l'ablation des cirres parapodiaux transformés

α) Stimulus mécaniques

Les réactions des Heteronereis opérées à des stimulus de nature mécanique est identique à celle des individus intacts.

β) Stimulus photiques

Les Heteronereis aveugles et dépourvues de cirres parapodiaux transformés n'entrent jamais en danse nuptiale.

γ) Stimulus chimiques (tableau 7)

Les substances excitatrices utilisées sont sans effet sur les individus dépourvus de leurs cirres parapodiaux transformés.

3 - Discussion

Les résultats obtenus permettent de penser que chez Pl. dumerilii les stimulus déclenchant le mécanisme de l'émission des produits génitaux sont de nature chimique. Ils seraient provoqués par une substance thermolabile (elle est détruite après chauffage à 60° C pendant 15 minutes) émanant du partenaire de sexe opposé et vraisemblablement d'origine coelomique. Le mécanisme (excitation chimique) présidant à l'émission des produits génitaux chez cette espèce est donc analogue à celui observé chez d'autres Néréidiens (LILLIE et JUST, 1913 ; HERPIN, 1923 a et b et 1925-1926 ; DEFRETIN, 1949) *.

* LILLIE et JUST avaient en effet émis l'hypothèse relative à l'influence de la fertilisine sur le comportement du mâle chez N. limbata Ehlers (= N. succinea Leuckart). Cette hypothèse a été reprise par HERPIN (P. cultrifera, P. marionii, N. irrorata et DEFRETIN (N. pelagica, N. irrorata) ; en outre, HERPIN suggère l'existence d'une substance excitatrice émanant des mâles de P. marionii.

Il s'avère en effet que les stimulations mécaniques ne sont pas à l'origine du déclenchement de la danse nuptiale. Nous avons pu d'ailleurs nous rendre compte à l'examen de séquences cinématographiques de danse nuptiale prises au ralenti que celle-ci peut s'effectuer sans qu'il y ait le moindre contact entre les partenaires. Enfin, nous avons pu démontrer que ce n'est pas non plus la perception visuelle d'un partenaire de sexe opposé qui déclenche la danse nuptiale. Ce résultat paraît d'ailleurs évident étant donné que les yeux des Néréidiens, relativement peu différenciés, ne sont pas capables de former des images mais permettent seulement de distinguer les ombres des lumières. L'hypertrophie des yeux des Heteronereis n'est donc pas liée à la danse nuptiale elle-même ; il est vraisemblable qu'elle conditionne plutôt l'essaimage puisque dans certaines conditions il est possible de provoquer celui-ci à l'aide d'une source de lumière.

III - DISCUSSION GENERALE

Chez les Heteronereis de Platynereis dumerilii recueillies en essaimage, les cirres parapodiaux transformés représentent des formations sensorielles (première partie) dont la présence est indispensable au déclenchement de la danse nuptiale. Elles perçoivent des stimulus provenant du partenaire de sexe opposé et à l'origine de l'excitation particulière (danse nuptiale) conduisant à l'émission des produits génitaux. Ces informations recueillies au niveau des cirres parapodiaux transformés sont acheminées par la chaîne nerveuse jusqu'au cerveau et sont à l'origine des impulsions motrices déclenchant la nage nuptiale qui se termine par l'émission des produits génitaux. Comme la stimulation émanant du partenaire de sexe opposé est de nature chimique, nous pouvons donc considérer les cirres parapodiaux transformés comme des chémorécepteurs. Le rôle chémorécepteur des cirres parapodiaux de Polychètes a déjà été soupçonné par HORRIDGE (1963) qui a constaté une réaction au niveau des cirres d'Harmothoë imbricata soumis à l'influence d'une solution acide. Mais l'intervention de ces formations dans le comportement nuptial n'avait pas encore été démontré. TOWNSEND (1939 b) ayant étudié le comportement de N. limbata Ehlers épitoques a attribué un rôle mécanorécepteur (récepteur de vibrations) aux cirres parapodiaux transformés. Seul HERPIN (1925-1926) avait soupçonné l'existence, chez les Néréidiens mâles, d'un "organe sensitif récepteur" à l'origine du "réflexe éjaculatoire" mais sans préciser la nature de cet organe ainsi que son mode de stimulation. Chez Pl. dumerilii, il est intéressant de

remarquer que la réception des stimulus chimiques provenant du sexe opposé et déclenchant la danse nuptiale est assurée par une certaine catégorie de cirres parapodiaux, ceux qui précisément subissent des transformations au cours de l'hétéronéridation (renflement, crénelures). Or nous avons vu précédemment que l'édification des renflements ou des crénelures correspond à la mise en place d'un complexe sensoriel particulier de type chémorécepteur ; leur fonction se trouve donc vérifiée par l'expérimentation. La spécificité des cellules chémoréceptrices vis-à-vis d'une (de) substance (s) caractéristique (s) d'un sexe pourrait être assurée par la sécrétion protéique des cellules épidermiques contigues aux cellules neurosensorielles de sorte que seuls les cirres contenant ce matériel pourraient percevoir le sexe opposé.

IV - CONCLUSION

Chez les Heteronereis de Pl. dumerilii recueillies en essaimage la danse nuptiale et l'émission des produits génitaux sont déclenchées par des stimulations de nature chimique provenant du partenaire de sexe opposé. Les informations chimiques relatives à la présence de ce dernier sont perçues au niveau des seuls cirres parapodiaux transformés, puis transmises^{au} cerveau par la chaîne nerveuse ; elles sont à l'origine du déclenchement des impulsions motrices provoquant la danse nuptiale.

Les renflements et les crénelures caractérisant les cirres parapodiaux transformés sont donc des chémorécepteurs dont l'activité ne se manifeste que lors de l'essaimage et dont la spécificité, vis-à-vis d'une substance émanant du sexe opposé, est vraisemblablement liée à la présence du matériel protéique sécrété par les cellules épidermiques voisinant les cellules chémoréceptrices.

Les papilles pygidiales caractérisant le mâle servent à l'émission du sperme. Chez la femelle, l'évacuation des ovocytes se fait par déchirure de la paroi du corps de la région pré-pygidiale. Dans les deux sexes, l'émission des produits génitaux est provoquée par la surpression coelomique dûe, en particulier, au mouvement de piston de la trompe à l'intérieur du corps.

CHAPITRE VI

ORIGINE ET MODALITES D'ACTION DE LA SUBSTANCE EXCITATRICE DECLENCHANT LA DANSE NUPTIALE.

Nous avons vu dans le précédent chapitre que la danse nuptiale et l'émission des produits génitaux sont déclenchées chez les Heteronereis de Platynereis dumerilii par une substance (= substance excitatrice) provenant du partenaire de sexe opposé.

Nous nous attacherons dans le présent chapitre à rechercher l'origine et les modalités d'action de cette substance.

I - MATERIEL ET TECHNIQUES

Le travail a été conduit sur Pl. dumerilii. Les Heteronereis sont récoltées et conditionnées comme précédemment (chapitre V).

L'origine et les modalités d'action de la substance excitatrice déclenchant la danse nuptiale et l'émission des gamètes ont été recherchées par l'observation du comportement d'Heteronereis soumises à différentes conditions expérimentales dont le détail sera rapporté au cours de l'exposé. Toutes les expériences sont réalisées dans des cristallisoirs de petite taille (environ 15 cm de diamètre) contenant 100 ml d'eau de mer filtrée (18-20° C) ; la danse nuptiale des Platynereis expérimentées est analysée en considérant comme précédemment chacune de ses trois phases successives :

- 1 - accélération brutale de la nage ;
- 2 - nage très rapide en cercles étroits ;
- 3 - émission des produits génitaux.

II - RESULTATS

A - ORIGINE DE LA SUBSTANCE EXCITATRICE

Nous avons recherché l'origine de la substance excitatrice à différents niveaux du corps et dans le contenu coelomique des Platynereis.

TABIEAU 8

Pourcentage d'émission de produits génitaux chez des Pl. dumerilii placées en présence d'homogénats provenant d'individus du sexe opposé.

Types d'expériences	Emission de produits génitaux	
	mâles	femelles
a) <u>Heteronereis avec produits génitaux</u>		
Homogénat d'individus complets	66 % (12)	73 % (34)
Survivant de l'homogénat de Vers complets	73 % (15)	88 % (17)
Homogénat de têtes	0 % (5)	0 % (5)
Homogénat de parties antérieures	87 % (8)	43 % (7)
Homogénat de parties postérieures	85 % (7)	62 % (8)
Homogénat de cirres parapodiaux transformés	0 % (6)	0 % (7)
b) <u>Heteronereis "vidées" de leurs produits génitaux</u>		
Homogénat d'individus complets	16 % (6)	-
Homogénat de têtes	0 % (3)	-
Homogénat de parties antérieures	12 % (8)	-
Homogénat de parties postérieures	28 % (7)	-

Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'individus observés.
Les tirets correspondent à des expériences non effectuées.

1 - Le corps

a) Techniques opératoires

Différentes parties du corps ont été utilisées : la partie non transformée (correspondant aux 20-23 premiers segments sétigères chez la femelle, et aux 15 premiers segments sétigères pour le mâle) ; la partie transformée ; les prostomiums (au nombre de cinq) ; les cirres parapodiaux renflés et crénelés (provenant de cinq Heteronereis).

Chacune de ces parties a été broyée, soit à l'aide d'un appareil de Potter et Elvejhem, soit avec un petit homogénéiseur à main, puis mélangée à l'eau de mer d'un cristallisoir contenant une Platynereis de sexe opposé à celui dont provient le broyat ; l'expérience témoin est réalisée avec des broyats d'individus entiers. Les broyats sont effectués à partir d'Heteronereis contenant ou non leurs produits génitaux ; dans le dernier cas, il s'agit d'individus ayant déjà participé à une (femelle) ou plusieurs (mâles) danses nuptiales. Nous avons utilisé soit l'homogénat lui-même, soit le surnageant obtenu par centrifugation du broyat (5000 t/mn pendant 15 mn à 4° C). L'activité de ces produits est évaluée en pourcentages d'émission de gamètes qu'ils provoquent. Chaque type d'expérience a été répété plusieurs fois.

b) Résultats (Tableau 8)

Les homogénats de parties antérieures ou postérieures (de même que ceux provenant d'individus entiers), utilisés en trop grande quantité (la moitié de l'homogénat d'une Heteronereis par exemple), perturbent le comportement des individus expérimentés ; en particulier, la Platynereis soumise à de telles conditions n'entre pas en danse nuptiale au contact de cette substance qu'elle a d'ailleurs tendance à fuir, ni même en présence d'un partenaire du sexe opposé introduit ultérieurement dans ce récipient ; l'inhibition n'est levée que si la Platynereis est remplacée dans une eau de mer pure.

Ajoutés en petite quantité (2 à 10 gouttes soit 10 à 50 µl) à l'eau du cristallisoir, ces homogénats déclenchent le plus souvent une nage nuptiale caractéristique qui s'achève par l'émission des produits génitaux ; toutefois, il convient de signaler que le pourcentage d'émissions est toujours plus faible pour des homogénats provenant d'Heteronereis "vidées" (dépourvues de produits génitaux). Par contre, les broyats de têtes ou de cirres transformés ne provoquent jamais d'émission ; seule, une excitation momentanée des Heteronereis

TABIEAU 9

Pourcentage d'émission de produits génitaux chez des Pl. dumerilii placées
en présence de contenu coelomique d'Heteronereis de
sexe opposé.

Types d'expériences	Emission de produits génitaux	
	mâles	femelles
Contenu coelomique complet	54 % (24)	100 % (15)
Surnageant du contenu coelomique (= liquide coelomique)	53 % (15)	100 % (18)
Contenu coelomique homogénéisé	66 % (6)	80 % (5)
<u>Après "lavage" et centrifugation (♂) ou décantation (♀)</u>		
Surnageant 1	33 % (6)	100 % (10)
Culot 1	0 % (5)	83 % (6)
Surnageant 2	0 % (6)	60 % (5)
Culot 2	0 % (6)	80 % (5)
Surnageant 3	0 % (6)	0 % (4)
Culot 3	0 % (6)	75 % (4)
Surnageant 4	-	0 % (5)
Culot 4	-	10 % (5)
Surnageant 5	-	0 % (4)
Culot 5	-	0 % (4)
Culots 2 et 3 femelles homogénéisés	0 % (6)	-
Culot 5 mâle homogénéisé	-	0 % (5)

Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de Platynereis observées. Les tirets correspondent à des expériences non effectuées.

est observée après addition de ces broyats à l'eau de mer.

2 - Le contenu coelomique

a) Techniques opératoires

Le contenu coelomique est prélevé par ponction à l'aide d'une pipette et utilisé pour les essais biologiques, soit tel quel, soit après homogénéisation, soit après séparation des éléments figurés du coelome (coelomocytes, cellules génitales) par décantation et filtration (dans le cas des femelles) ou par centrifugation à 5000/9000 t/mn pendant 15 à 30 mn à 4° C (dans le cas des mâles) ; dans tous les cas, les fractions obtenues (dépôt et liquide surnageant) sont éprouvées séparément. En outre, les culots sont "lavés" dans de l'eau de mer pure (en quantité égale à deux ou trois fois le volume du culot) et séparés à nouveau de la phase liquide comme précédemment, soit immédiatement après le "lavage", soit 30 mn à 1 h plus tard ; après chaque "lavage", le liquide surnageant (ou de "lavage") et le culot sont éprouvés. Enfin, à l'issue du dernier lavage (troisième ou cinquième), l'activité du culot est évaluée après homogénéisation.

L'intégrité morphologique et physiologique des ovocytes et des spermatozoïdes prélevés dans les différents culots a été appréciée par un examen microscopique de ces éléments et par des essais de fécondation ; ces derniers ont été réalisés de la manière suivante : deux gouttes d'eau de mer contenant respectivement des ovocytes et des spermatozoïdes provenant des culots sont placées sur une lame de verre à proximité l'une de l'autre, puis les deux gouttes sont réunies entre elles par un mince filet d'eau et le comportement des cellules génitales est suivi au microscope.

b) Résultats (Tableau 9)

Ajouté à l'eau de mer, soit directement, soit après homogénéisation, le contenu coelomique provoque chez une Platynereis de sexe opposé la danse nuptiale et l'émission des produits génitaux. Un effet identique est obtenu après décantation ou centrifugation, soit avec le liquide surnageant, soit avec le culot. Toutefois, cette activité s'annule ou décroît après lavage du culot ; en particulier, les liquides de lavage de second ordre pour les femelles et de troisième ordre pour les mâles ne sont plus actifs ; de même, l'effet excitant produit par les culots s'annule après un seul lavage

pour le contenu femelle et après quatre ou cinq lavages pour le contenu mâle. D'autre part, l'activité du liquide de lavage ou celle des dépôts apparaît indépendante du temps de contact entre liquide de lavage et dépôt. Enfin, l'homogénéat des culots ayant subi deux (femelles) ou cinq (mâles) lavages s'avère inactif.

L'étude microscopique des culots a montré qu'ils sont constitués essentiellement par des cellules génitales et que celles-ci ne sont pas ou peu altérées par le traitement utilisé (décantation, filtration, centrifugation, lavage) ; en particulier, la plupart des spermatozoïdes sont mobiles (chez quelques-uns seulement le flagelle est endommagé) ; les ovocytes lavés restent fécondables et manifestent une réaction corticale typique lors de la fécondation.

3 - La surface du corps

a) Techniques opératoires

Pour les essais de l'activité de la surface du corps d'une Platynereis, il est nécessaire que celle-ci ne participe pas à la danse nuptiale et, en particulier, n'émette à aucun moment de produits génitaux ; il a donc fallu immobiliser les individus dont la surface du corps est éprouvée ou utiliser des Heteronereis dépourvues de produits génitaux.

α) Immobilisation des Platynereis

Différents artifices expérimentaux ont permis de répondre à cet impératif :

- l'Annélide est introduite dans un tube de verre étroit, effilé à l'une des extrémités et de diamètre équivalent à celui du corps de l'animal ; l'effilement du tube est tel que, seule, la partie antérieure de l'Heteronereis (tête et 2 à 3 segments) peut émerger du tube ; l'Annélide est maintenue dans cette position en plaçant un bouchon à l'intérieur du tube immédiatement derrière l'animal ;

- la Platynereis est placée dans une boîte de Pétri en plastique dont le fond est percé d'un trou calibré de telle sorte que seule la partie antérieure de l'animal, plus fine que la partie postérieure épitoque, puisse passer ;

- une partie de l'Annélide (antérieure ou postérieure) est enveloppée dans un morceau de papier filtre.

TABLEAU 10

Pourcentage d'émission de produits génitaux chez des Pl. dumerilii mises en présence d'une partie du corps d'une Heteronereis immobilisée de sexe opposé ou en présence d'un individu de l'autre sexe ayant déjà libéré ses produits génitaux.

Types d'expériences	Emission de produits génitaux	
	mâles	femelles
a) <u>Heteronereis immobilisées</u>		
Tête + 2 ou 3 segments	40 % (5)	100 % (6)
Partie antérieure	60 % (7)	100 % (12)
Partie postérieure	70 % (10)	80 % (10)
b) <u>Heteronereis dépourvues de produits génitaux</u>		
Femelles utilisées immédiatement après la ponte	0 % (6)	-
Femelle utilisée 30 mn à 1 h après la ponte	100 % (10)	-

Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de Platynereis observées. Les tirets correspondent à des expériences non effectuées.

Dans chacun de ces trois cas, il est possible de rechercher l'activité de la surface d'une partie du corps de Platynereis en plaçant celle-ci dans l'eau de mer d'un cristalliseur contenant une Heteronereis intacte de sexe opposé et sans que l'individu immobilisé libère de gamètes ; l'autre partie est isolée de l'eau de mer, soit parce qu'elle est emprisonnée à l'intérieur du tube de verre étanche (1er cas), soit parce qu'elle est maintenue en dehors de l'eau (2e et 3e cas). En outre, il est possible d'éprouver simultanément (2e cas) ou alternativement (2e et 3e cas) l'activité de la surface du corps de la partie antérieure ou postérieure d'une même Heteronereis.

L'expérience témoin a été réalisée en introduisant un leurre (tube de verre) dans l'eau de mer contenant une Heteronereis libre.

β) Utilisation de Platynereis dépourvues de produits génitaux

Il s'agit, dans ce cas, d'individus ayant déjà participé à une (femelle) ou plusieurs (mâles) danses nuptiales. La surface du corps de ces Platynereis est éprouvée, soit immédiatement après l'émission des produits génitaux (après lavage rapide) soit une à deux heures plus tard (dans ce cas, les Heteronereis sont gardées à 10° C dans de l'eau de mer pure).

b) Résultats (Tableau 10)

α) Immobilisation de Platynereis

Dans tous les cas, les individus immobilisés n'ont pas émis leurs produits génitaux en présence d'un partenaire de sexe opposé. Par contre, ce dernier se comporte de la même manière qu'en présence d'une Heteronereis libre ; en particulier, l'émission des gamètes se produit au terme d'une danse nuptiale normale et dans les mêmes délais que pour un couple de Platynereis évoluant dans les conditions habituelles ; en outre, un rapprochement suffisant des sexes (4 cm au maximum) prolongé ou répété est indispensable, comme pour les couples normaux, pour que la danse nuptiale puisse être déclenchée, le contact entre les deux partenaires n'étant pas nécessaire.

La présence d'un leurre dans l'eau de mer contenant une Heteronereis ne déclenche pas chez celle-ci de comportement nuptial.

β) Platynereis dépourvues de produits génitaux

- Femelles "vidées". Au cours de la danse nuptiale, la femelle émet la totalité de ses ovocytes ; après la ponte, elle reste contractée et continue à nager en cercles étroits pendant 30 mn à 1 h ; puis elle se pose sur le fond du récipient, où elle reprend une forme normale. Deux cas sont à considérer suivant le moment auquel la femelle dépourvue de produits génitaux est expérimentée :

- mis en présence d'une femelle "vidée" peu après la ponte, le mâle, peu excité, libère rarement du sperme ;

- mis en présence d'une femelle "vidée" au repos, environ une heure après la ponte, le mâle, excité de la même manière qu'en présence d'une femelle vierge, émet abondamment ses gamètes ; dans le même temps, la femelle nage en cercles étroits et se contracte violemment quelques secondes avant ou après le début de l'émission du sperme.

- Mâles "vidés". Contrairement à la femelle, le mâle n'éjecte qu'une partie de ses produits génitaux lors d'une danse nuptiale et peut participer efficacement à plusieurs fécondations. D'autre part, il est difficile d'obtenir des mâles dépourvus de produits génitaux ; en effet, les mâles les mieux vidés (ayant participé à une dizaine de fécondations et présentant un aspect transparent) ont toujours libéré un peu de sperme en présence d'une femelle ; le comportement de ces dernières ne peut donc être pris en considération.

4 - Discussion

Les résultats obtenus montrent que, chez Pl. dumerilii épitoque, la substance responsable de la danse nuptiale et de l'émission des produits génitaux n'est pas localisée préférentiellement dans une partie du corps ; cependant, le prostomium et les cirres parapodiaux transformés ne la contiennent pas. D'autre part, cette substance se rencontre constamment dans le liquide coelomique et à la surface du corps.

L'ensemble de ces résultats permet de penser que la substance excitatrice est localisée dans le liquide coelomique ; cela pourrait d'ailleurs expliquer la faible activité des broyats de prostomiums et de cirres parapodiaux transformés, organes dépourvus de cavité coelomique ; en effet, l'activité réduite de ces broyats ne peut être imputée au faible volume des tissus mis en jeu dans cette expérience, étant donné qu'un volume inférieur ou égal de

liquide coelomique déclenche toujours la danse nuptiale et l'émission des produits génitaux. Ce résultat nous autorise donc à exclure l'hypothèse relative à l'origine cérébrale du facteur excitant ; d'autre part, nous pouvons assurer que l'élaboration de matériel protéique que nous avons mis en évidence au niveau des cirres parapodiaux transformés (première partie) n'intervient pas dans le processus excitateur. Il est vraisemblable, d'autre part, que l'excitation momentanée provoquée par les broyats de prostomiums ou de cirres transformés est occasionnée par la substance excitatrice se trouvant à la surface de ces organes ; la quantité de substance présente à ce niveau serait néanmoins insuffisante pour déclencher l'émission des produits génitaux.

Il apparaît donc que la substance excitatrice est essentiellement ^{d'origine} coelomique. Un certain nombre d'auteurs ont déjà abouti à cette conclusion chez les Néréidiens (LILLIE et JUST, 1913 ; FAGE et LEGENDRE, 1923 ; HERPIN, 1926 ; JUST, 1929 ; TOWNSEND, 1939 a et b ; JOHNSON, 1943 ; DEFRETIN, 1949 ; ALLEN, 1957). Toutefois, le problème de la localisation de cette substance n'a pas été abordé de façon rigoureuse. En effet, les rôles respectifs des cellules génitales, des coelomocytes et du liquide coelomique n'ont pas été analysés systématiquement ; le plus souvent d'ailleurs, les conclusions apportées par les auteurs ayant abordé ce problème, ne correspondent qu'à des présomptions. C'est ainsi que LILLIE et JUST (1913) supposent que la substance femelle qui déclenche l'émission du "sperme" chez les mâles de Nereis limbata Ehlers (= N. succinea Leuckart) serait la même que celle qui provoque l'agglutination des spermatozoïdes ("fertilisine" de ces auteurs) ; elle serait donc produite par les ovocytes. D'après ces mêmes auteurs, contrairement aux femelles, les mâles de Nereis limbata Ehlers ne libéreraient pas de substance excitatrice dans l'eau avant ou pendant la phase d'excitation mutuelle du couple ; seul "le sperme" ou, plus précisément les spermatozoïdes, déclencheraient la ponte chez la femelle. Les suggestions de LILLIE et JUST ont été adoptées par la plupart des auteurs ayant étudié le comportement des Heteronereis en essaimage sans que des précisions ou preuves supplémentaires aient été apportées. Néanmoins, les résultats de nos expériences et, tout particulièrement celles relatives au lavage des produits génitaux, semblent montrer que chez Pl. durgerilii mûres, le facteur excitant n'existe que dans le liquide coelomique. En effet, l'élimination, chez ces Néréidiens, de tout pouvoir excitant des produits génitaux par lavage, même très court, avec ou sans homogénéisation après lavage, montre que le facteur recherché n'est vraisemblablement pas contenu dans les cellules génitales ; toutefois, il convient de signaler que le lavage

pourrait extraire la substance excitatrice à partir des produits génitaux. Cependant, dans les conditions de nos expériences, la faible durée du lavage et l'inactivité des broyats de produits génitaux lavés nous autorisent à écarter une telle hypothèse. Nous pensons que le lavage permet uniquement de diluer le liquide coelomique enrobant les cellules génitales ; il n'est pas impossible d'ailleurs que la substance excitatrice de Platynereis pénètre dans le cortex des ovocytes suivant un processus d'imbibition analogue à celui évoqué par BARBIERI et VILLECO (1966) à propos de la substance "fertilizin like" sécrétée par les oviductes de Bufo arenarum.

Néanmoins, si nos résultats nous autorisent à supposer que la substance excitatrice mâle ou femelle de Pl. dumerilii n'est pas contenue dans les cellules génitales ou coelomiques au moment de l'essaimage, nous ignorons cependant son origine exacte et si, en particulier, elle ne serait pas produite par les cellules génitales en cours de maturation ; d'ailleurs, dans cette perspective, un certain nombre de structures pourraient être considérées comme étant à l'origine de cette substance. Nous envisageons donc de reprendre l'étude du problème de l'origine de la substance excitatrice par d'autres méthodes et, en particulier, par voie cytochimique, en utilisant les résultats d'une étude relative à sa nature chimique (Chapitre VII).

Bien que l'origine de la substance excitatrice ne puisse être précisée dans l'état actuel de nos recherches, nos résultats nous permettent de penser que la substance libérée par la femelle est, contrairement à l'opinion de LILLIE et JUST, différente de la "fertilisine" de ces auteurs, puisque des ovocytes lavés ayant perdu tout pouvoir excitant sur les mâles maintiennent leur activité sur les spermatozoïdes au cours de la fécondation et sont, en outre, fécondables ; nous avons, d'autre part, abouti au même résultat tout récemment dans un travail relatif à l'isolement de la substance excitatrice mâle ou femelle chez Pl. dumerilii (BOILLY-MARER, 1969)(Chapitre VII).

Enfin, il s'avère particulièrement intéressant de considérer la présence de substances excitatrices à la surface d'Heteronereis mâles et femelles. Bien que l'origine de celles-ci reste indémontrable par la méthode expérimentale, certaines observations apportent quelques précisions sur ce point. Elles semblent montrer, en particulier, que cette substance proviendrait du coelome après passage par le pore néphridien. L'observation la plus démonstrative de cette hypothèse concerne la période de la danse nuptiale située juste avant l'émission des produits génitaux ; à ce moment et au terme d'une nage effrénée, l'un des partenaires semble s'arrêter et se contracte violemment à l'instant

TABIEAU 11

Pourcentage d'émission de produits génitaux chez des Pl. dumerilii mises en présence d'eau de mer ayant contenu ou contenant des Heteronereis de sexe opposé.

Types d'expériences	Emission de produits génitaux	
	mâles	femelles
Eau de mer ayant contenu des <u>Heteronereis</u> de sexe opposé	0 % (15)	0 % (20)
Eau de mer contenant des <u>Heteronereis</u> de sexe opposé (isolées par une cloison perforée)	11 % (9)	22 % (9)

Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'individus éprouvés.

précédant l'émission de ses produits génitaux ; dans la plupart des cas observables, nous avons alors constaté que cette brusque contraction détermine un sursaut du partenaire qui nage à proximité, comme si ce dernier recevait une stimulation brutale.

B - MODALITES D'ACTION DE LA SUBSTANCE EXCITATRICE

Nous avons tout d'abord tenté de définir l'importance de la libération de substances excitatrices par des Platynereis non encore sollicitées par des partenaires de sexe opposé puis nous avons cherché à apprécier le rôle du rapprochement entre les individus d'un couple au cours de l'essaimage. Dans un second temps, nous avons essayé de préciser le degré de spécificité de la substance excitatrice.

1 - Libération de substances excitatrices

a) Techniques opératoires

L'importance de la libération de substances excitatrices par des Platynereis non encore sollicitées par des partenaires de sexe opposé a été appréciée en éprouvant l'activité de l'eau de mer dans laquelle elles ont séjourné, sur des Platynereis de sexe opposé. La quantité d'eau ayant contenu les Heteronereis varie selon le cas entre 20 ml (une Heteronereis) et 150 ml (trente Heteronereis d'un sexe donné) ; la durée de leur séjour dans l'eau de mer est comprise entre 2 et 24 heures (à 4° C ou à 20° C). Seule, l'eau de mer de Platynereis n'ayant pas émis leurs produits génitaux au cours de l'expérience a été retenue dans notre travail.

b) Résultats (Tableau 11)

Les résultats obtenus ne dépendent ni de la durée du séjour de Platynereis dans l'eau de mer, ni de la température à laquelle l'expérience a été réalisée. L'eau de mer dans laquelle ont séjourné des mâles ou des femelles de Platynereis s'est toujours avérée incapable de provoquer la danse nuptiale et l'émission des produits génitaux chez un partenaire de sexe opposé ; dans quelques cas seulement, elle détermine, chez ces derniers, une légère excitation.

2 - Importance du rapprochement

a) Techniques opératoires

Nous avons apprécié l'importance du rapprochement entre les individus d'un même couple au cours de l'essaimage, en les séparant l'un de l'autre à l'aide de dispositifs n'arrêtant pas les mouvements d'eau (fin grillage, boîte de Pétri en plastique perforée). Nous avons placé au milieu d'un cristallisateur contenant de l'eau de mer (100 ml) et en position verticale, un double manchon de 7 à 10 cm de diamètre de grillage à fines mailles (la distance entre les manchons est de l'ordre de 3 à 5 mm) ; le mâle ou la femelle de Platynereis est placé à l'intérieur du manchon central et le partenaire de sexe opposé à l'extérieur.

Nous avons réalisé la même expérience avec une boîte de Pétri perforée, retournée sur le fond du cristallisateur et sous laquelle est ^{une} emprisonnée Hetero-neris. Dans chacun de ces deux cas, nous avons agité régulièrement l'eau du cristallisateur. Le comportement des deux partenaires du couple est observé jusqu'à deux heures après le début de l'expérience.

b) Résultats (Tableau 11)

Dans la plupart des cas, les Platynereis évoluent dans l'eau, indépendamment de leur partenaire et n'émettent pas leurs produits génitaux, même après un séjour prolongé. Dans un cas seulement, une femelle a libéré ses ovocytes dans les deux minutes suivant le début de l'expérience ; par contre, le partenaire mâle n'a pas participé à la danse nuptiale. D'autre part, il convient de signaler un cas particulièrement démonstratif, relatif au comportement d'un couple de Platynereis séparées l'une de l'autre par la paroi perforée d'une boîte de Pétri ; un concours de circonstances heureux a fait que les deux partenaires ont nagé dès le début de l'expérience côte à côte, de part et d'autre de la paroi latérale ; après avoir nagé de conserve pendant une minute, les deux individus ont émis leurs produits génitaux comme dans les conditions normales.

3 - Spécificité de la substance excitatrice

a) Techniques opératoires

Nous avons abordé le problème de la spécificité de la substance excitatrice sexuelle, en observant le comportement de Platynereis placées

TABIEAU 12

Pourcentage d'émission de produits génitaux chez quelques Néréidiens placés en présence d'un partenaire d'espèce différente et de sexe opposé ou du contenu coelomique de ce dernier.

Types d'expériences	Emission de produits génitaux	
	mâles	femelles
♀ <u>Pl. dumerilii</u> + ♂ <u>P. cultrifera</u>	100 % (13)	100 % (13)
♂ <u>Pl. dumerilii</u> + ♀ <u>P. cultrifera</u>	100 % (3)	100 % (3)
♀ <u>Pl. dumerilii</u> + contenu coelomique ♂ de <u>P. cultrifera</u>	-	100 % (5)
♂ <u>Pl. dumerilii</u> + contenu coelomique ♀ de <u>P. cultrifera</u>	100 % (3)	-
Contenu coelomique ♀ de <u>Pl. dumerilii</u> + ♂ de <u>N. succinea</u>	87 % (8)	-
Contenu coelomique ♂ de <u>Pl. dumerilii</u> + ♀ de <u>P. cultrifera</u>	-	100 % (3)
♀ <u>Pl. dumerilii</u> + contenu coelomique ♂ de <u>Glycera convoluta</u>	-	100 % (4)

Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de cas observés.
 Les tirets correspondent à des expériences non effectuées.

en présence d'un partenaire d'espèce différente et de sexe opposé ou d'une petite quantité (environ 20 μ l) de contenu coelomique de celui-ci ; corrélativement nous avons suivi les réactions de ces derniers en présence des Platynereis ou du contenu coelomique de celles-ci. Les expériences ont été réalisées avec trois espèces de Polychètes récoltées en essaimage à la même période que Pl. dumerilii ; il s'agit de Perinereis cultrifera G. et de Glycera convoluta K. capturées en même temps que les Platynereis, ainsi que de Nereis succinea Leuckart pêchées de nuit dans le canal de Caen à la mer au niveau du "Pegasus bridge" (Bénouville).

b) Résultats (Tableau 12)

Les Platynereis mâles ou femelles se comportent en présence d'un Néréidien d'espèce différente et de sexe opposé pratiquement de la même manière qu'en présence d'une Platynereis de l'autre sexe. L'excitation mutuelle des deux partenaires se manifeste souvent sans qu'il y ait eu de contact mécanique entre eux ; elle se traduit par une accélération de la nage, puis par une nage individuelle, en cercles étroits, entrecoupée de quelques brèves séquences de nage nuptiale effectuée de conserve ; enfin, l'émission des gamètes se produit dans les deux minutes qui suivent le début de l'expérience. De même, du contenu coelomique prélevé chez un individu d'espèce (Perinereis cultrifera G.) ou de famille (Glycera convoluta K.) différente et de sexe opposé, introduit dans l'eau d'élevage d'une Platynereis, déclenche chez cette dernière, presque instantanément, une courte danse nuptiale suivie de l'émission des gamètes. Inversement, le contenu coelomique de Pl. dumerilii provoque l'émission des produits génitaux chez N. succinea ou P. cultrifera.

4 - Discussion

Nos résultats laissent supposer que la substance excitatrice n'est que relativement peu diffusée par les Platynereis et qu'elle ne semble efficace qu'à partir d'une certaine concentration et d'un certain temps d'excitation. D'autre part, elle apparaît comme n'étant pas spécifique. Nous envisagerons chacun de ces trois points.

a) Diffusion de la substance excitatrice

L'eau de mer dans laquelle ont séjourné des Platynereis contient relativement peu de substance excitatrice puisqu'elle s'avère incapable

de déclencher la danse nuptiale de partenaires de sexe opposé. Comme la substance excitatrice n'est pas détruite en présence d'eau de mer (BOILLY-MARER, 1969a), il nous semble logique de supposer qu'elle est très peu diffusée par les Platynereis au cours de la période précédant la danse nuptiale.

Il apparaît donc que les Platynereis femelles se distinguent des femelles des autres Néréidiens étudiés jusqu'à présent (Nereis succinea Leuckart = N. limbata Ehlers, LILLIE et JUST, 1913 ; Nereis irrorata M. et Nereis pelagica L., HERPIN, 1926 et DEFRETIN, 1949 ; P. marionii Aud. et M. Edw. et P. cultrifera G., HERPIN, 1926) ou des Syllidiens (Grubea clavata Clap., HAUENSCHILD A. et C., 1951). En effet, chez ces espèces les mâles placés dans une eau ayant contenu des femelles ("eau chargée") se comportent de la même manière qu'en présence de celles-ci ; en particulier, "l'eau chargée" détermine toujours l'émission des produits génitaux mâles.

Par contre, en ce qui concerne les mâles, nos observations sont identiques à celles effectuées précédemment chez d'autres Néréidiens ; en effet, chez toutes les espèces étudiées (N. succinea, LILLIE et JUST, 1913 ; N. irrorata et N. pelagica, DEFRETIN, 1949), l'eau ayant contenu des Heteronereis mâles n'excite pas les individus femelles. Nos interprétations diffèrent toutefois de celles de LILLIE et JUST (1913) qui admettent que le comportement des femelles de N. succinea, en présence d'eau de mer ayant contenu des mâles de la même espèce, est lié à l'absence de libération de substance excitatrice par ces derniers ; selon ces auteurs, seul le sperme déclencherait la ponte. Or, en ce qui concerne l'espèce que nous avons étudiée, il est certain que les mâles produisent une substance excitatrice (BOILLY-MARER, 1969a) ; il en serait d'ailleurs de même chez P. marionii chez laquelle (HERPIN, 1926) une substance "émanant du mâle" avant l'émission des spermatozoïdes, déclencherait la ponte chez les femelles.

Il est donc vraisemblable qu'une substance excitatrice est libérée à la fois par les femelles et les mâles des Néréidiens lors de l'essaimage ; les comportements des Annélides placées en présence d'une "eau chargée", variables suivant l'espèce et le sexe, devraient pouvoir s'expliquer en tenant compte de la concentration de la substance libérée dans l'eau et du seuil d'excitabilité des individus, probablement différent suivant le sexe et l'espèce.

b) Influence de la concentration et de la durée
d'excitation

Le comportement de Platynereis placées dans une eau de mer dans laquelle ont séjourné des partenaires de sexe opposé permet de supposer que la concentration de la substance excitatrice présente dans l'eau de mer est insuffisante pour déclencher la danse nuptiale, alors qu'elle est susceptible d'exciter momentanément les Heteronereis.

L'importance de la concentration de la substance excitatrice dans le milieu sur le comportement des Platynereis est mise en valeur par les réactions d'un couple de Platynereis séparées l'une de l'autre par une cloison perforée. En effet, en s'opposant aux rencontres ou à des rapprochements de durée suffisante entre les Platynereis d'un couple, on empêche le déclenchement de la danse nuptiale. Cette expérience est, en réalité, une variante de celle qu'on effectue avec de l'eau de mer ayant contenu des mâles ou des femelles de Platynereis ; la seule différence tient au fait que, dans le premier cas, l'eau du mâle et celle de la femelle sont testées simultanément. Comme précédemment, on peut donc penser que la quantité de substance excitatrice libérée dans ces conditions est insuffisante pour déclencher la danse nuptiale. D'autre part, le comportement de certaines Platynereis séparées par la cloison perforée permet de dégager l'importance de la durée d'excitation dans le déclenchement de la danse nuptiale. Il s'agit plus particulièrement de celles qui ont nagé côte à côte pendant un certain temps ; dans ces conditions, il est vraisemblable que la concentration des substances excitatrices mises en jeu dans cette zone limitée est plus importante que dans les cas précédents, compte tenu du rapprochement, et que la durée de ce dernier permet à l'excitation d'atteindre un certain seuil correspondant au déclenchement de la danse nuptiale.

L'importance de la concentration de la substance excitatrice et de la durée d'excitation dans le déclenchement de la danse nuptiale est d'ailleurs souvent illustrée par des comportements caractéristiques observés chez les Platynereis dans la période précédant la danse nuptiale. Citons un cas particulièrement instructif.

Dans un cristallisoir contenant déjà une femelle, un mâle est introduit ; ce dernier, n'étant pas venu nager au voisinage de la femelle, n'a présenté de comportement nuptial qu'à partir du moment où il est venu frôler le fond du cristallisoir, à l'endroit où la femelle s'était préalablement posée pendant quelques minutes ; il s'y est arrêté et une fraction de seconde plus tard entra en danse nuptiale et libéra du sperme à deux reprises au-dessus de cette zone.

c) Spécificité de la substance excitatrice

La substance excitatrice de Platynereis mâles ou femelles n'apparaît pas comme spécifique car elle peut provoquer la danse nuptiale chez d'autres Néréidiens de sexe opposé (P. cultrifera, N. succinea) ; réciproquement, ces derniers ou leur contenu coelomique provoquent, de la même manière, la danse nuptiale de Platynereis mâles ou femelles. Nos résultats infirment donc ceux de LILLIE et JUST (1913) qui admettaient, chez N. limbata Ehlers, la spécificité de la substance excitatrice (= fertilisine des femelles) ; les résultats de TOWNSEND allaient d'ailleurs déjà à l'encontre des interprétations de LILLIE et JUST ; en effet, selon cet auteur, tout tissu, pourvu qu'il soit riche en glutathion, serait capable de remplacer la substance excitatrice. Il est d'ailleurs possible que cette substance ait une distribution relativement large, comme le laissent supposer les résultats obtenus avec le contenu coelomique mâle de Glycera convoluta K. ; toutefois, une étude systématique s'avère nécessaire pour vérifier cette hypothèse.

III - DISCUSSION GENERALE

Chez les Heteronereis de Pl. dumerilii, la danse nuptiale et l'émission des produits génitaux sont provoquées par une substance (= phéromone sexuelle) provenant du partenaire de sexe opposé et vraisemblablement d'origine coelomique bien que absente des produits génitaux mûrs lavés ; cette substance caractéristique du sexe n'est pas spécifique. L'existence de substances provoquant l'émission de produits génitaux a déjà été démontrée dans d'autres groupes d'animaux marins et terrestres, Insectes en particulier. Chez ces derniers cependant, la phéromone sexuelle est une substance attractive dont le rôle est de rapprocher les sexes, permettant ainsi la reproduction (SCHNEIDER, 1963 ; HODGSON, 1964 ; GEORGE, 1965 ; BUTLER, 1967 ; RIDDIFORD, 1967 ; ROELOFS et KUO CHING FENG, 1967 ; SEKUL et COX, 1967 ; SEKUL et SPARKS, 1967 ; TASHIRO et CHAMBERS, 1967 ; BRADY et al, 1968 ; JACOBSON et al, 1968 a et b ; KEYS et MILLS, 1968 ; RÖLLER et al, 1968 ; GANDOLFI, 1969 ; KOVACHE, 1969 ; REDFERN et al, 1970). Néanmoins dans certains cas, la substance ("accessory material") introduite dans la femelle avec le sperme déclenche chez celle-ci l'oviposition (LEAHY, 1967 ; PICKFORD et al, 1969 ; RIEMANN et THORSON, 1969). Par contre, chez les Poissons (ROULE, 1931 ; ARONSON, 1957), la substance émise par l'un des partenaires du couple est libérée dans l'eau et déclenche chez

l'autre le comportement nuptial comme chez les Nereis ^{*}. Il convient d'ailleurs de signaler que, le plus souvent, la substance sexuelle intervenant dans ces phénomènes n'est pas spécifique, qu'il s'agisse d'Insectes (HODGSON, 1964 ; LEAHY, 1967) ou d'Annélides Polychètes (BOILLY-MARER, 1969 b). L'absence de spécificité de la substance sexuelle semble même concerner les deux sexes d'une espèce donnée. Chez les Poissons, des frais se produisant en présence d'un partenaire de même sexe ont souvent été observés (ARONSON, 1957) ; de même la phéromone sexuelle de certains Insectes a un effet attractif sur les deux sexes (IEVINSON et BAR IAN, 1967 ; TSCHINKEL et al, 1967 ; YINON et SHULOV, 1967 a et b) ; par ailleurs chez les Echinodermes, la " gamete shedding substance" est "not sex specific" (CHAET, 1966). D'autre part, nous avons pu constater que dans certains cas, chez Pl. dumerilii, l'émission des produits génitaux d'un mâle placé dans un récipient contenant d'autres mâles déclenche l'émission du sperme de ces derniers ; nous ne pouvons néanmoins pas assurer que dans notre cas la substance déclenchant l'émission des produits génitaux n'est pas sexuellement spécifique ; seule l'utilisation de phéromone sexuelle pure et de techniques électrophysiologiques pourra permettre de répondre valablement à ce problème.

L'origine des phéromones sexuelles varie considérablement suivant les groupes voire même les espèces envisagées. Chez les Insectes, la substance sexuelle provient généralement d'une glande annexe située au niveau de l'extrémité abdominale (BARNES et al, 1966 ; MILLER et al, 1967 ; ZETHNER et al, 1967 ; GEIGY et WALL, 1968 ; PITMAN et al, 1968 ; SANDERS, 1969). Chez les Poissons, elle est sécrétée soit par la glande génitale elle même (ARONSON, 1957) soit par des glandes cutanées anales (EGGERT, 1931). Cependant leur mode d'action est semblable. En effet, chez les Insectes (SCHNEIDER, 1963 ; HODGSON, 1964) (à l'exception peut-être de ceux dont l'oviposition est déclenchée après que la substance sexuelle ait été introduite dans la femelle avec le sperme), les Poissons (ARONSON, 1957) et les Annélides Polychètes (BOILLY-MARER, 1967 et 1968) la phéromone n'agit jamais semble-t-il directement sur la glande génitale ; par contre elle déclenche toujours, via le

^{*} Chez les Echinodermes (CHAET, 1966) l'émission des produits génitaux peut aussi, dans certaines conditions, être provoquée à distance par une substance provenant du nerf radiaire (GSS selon CHAET) qui, normalement, intervient directement sur la gonade (KANATANI, 1969).

système nerveux, une suite de processus dont le terme est l'expulsion des produits génitaux. Ce mécanisme implique donc que la phéromone sexuelle se comporte comme un chémostimulant intervenant au niveau de structures sensorielles spéciales. Chez les Insectes, elle est captée le plus souvent par les antennes (SCHNEIDER, 1963 ; HODGSON, 1964 ; HARDEE et al, 1966 ; MANNING, 1967 ; SCHNEIDER et UTA SEIBT, 1969), chez les Poissons sur la muqueuse olfactive (TAVOLGA, 1956 ; ARONSON, 1957) et chez des Annélides Polychètes, au niveau de certains cirres parapodiaux (BOILLY-MARER, 1967 et 1968)

IV - CONCLUSION

Chez les formes épitoques de Pl. dumerilii récoltées en essaimage, la danse nuptiale et l'émission des produits génitaux sont provoquées, pour le mâle ou la femelle, par une substance provenant du partenaire de sexe opposé. Cette substance est présente à la surface du corps, dans le liquide coelomique mais n'a pas été détectée dans les produits génitaux mûrs lavés ; le problème de l'origine exacte de cette substance reste donc posé. Les Platynereis libèrent relativement peu de substance excitatrice dans la période précédant la danse nuptiale ; il apparaît, d'autre part, qu'une certaine concentration de substance et qu'une durée d'excitation donnée sont nécessaires pour provoquer l'émission des produits génitaux. Celle-ci peut d'ailleurs être déclenchée par d'autres espèces ou leur contenu coelomique : la substance excitatrice n'est pas spécifique.

305
LILLE

CHAPITRE VII

ISOLEMENT ET NATURE DE LA SUBSTANCE EXCITATRICE

Nous avons vu dans les deux précédents chapitres que la danse nuptiale et l'émission des produits génitaux chez les Heteronereis de Pl. dumerilii en essaimage sont provoquées par une substance (phéromone sexuelle) émise par chacun des partenaires du couple et agissant comme un chémostimulant au niveau d'organes sensoriels, hautement spécialisés, localisés au niveau des crénelures et des renflements de certains cirres parapodiaux. Nous nous proposons dans ce nouveau chapitre d'aborder l'isolement de cette substance et l'étude de sa nature par voie biochimique.

I - MATERIEL ET METHODES

Les Pl. dumerilii ayant fait l'objet de ce travail ont été récoltées comme précédemment à Luc-sur-Mer pendant l'été 1968 et 1969.

L'isolement de la fraction active a été réalisé, à partir de Nereis broyées, par l'application des procédés suivants :

- dialyse,
- fractionnement par chromatographie sur échangeurs d'ions,
- fractionnement par chromatographie sur gel^{de} Sephadex^x.

Nous rapporterons les détails des techniques utilisées au cours de l'exposé.

x

Le fractionnement sur gel de Sephadex a été réalisé par Mr C. CARDON dans le Laboratoire de Chimie Biologique de l'Université de Lille I.

TABLEAU 13

Dialyse

Comportement de Pl. dumerilii mâles mises en présence respectivement des fractions dialysable et adialysable provenant d'Heteronereis femelles.

<u>Fractions</u>	<u>Réaction négative</u>	<u>Réaction positive</u>	
	= indifférence	Excitation	Emission des produits génitaux
1) <u>Fraction dialysable</u>			
• d' <u>Heteronereis</u> "intactes" (7)	0 %	100 %	85 %
• d'un homogénat d' <u>Heteronereis</u> (12)	0 %	100 %	66 %
• du surnageant d'un homogénat d' <u>Heteronereis</u> (14)	0 %	100 %	78 %
2) <u>Fraction adialysable</u>			
• d'un homogénat d' <u>Heteronereis</u> (9)	100 %	0 %	0 %
• du surnageant d'un homogénat d' <u>Heteronereis</u> (13)	100 %	0 %	0 %

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de cas observés.

II - RESULTATS

A - DIALYSE

1 - Techniques

Le matériel d'étude, Heteronereis intactes (a) ou homogénat d'Heteronereis (b), ou surnageant de centrifugation de l'homogénat, est mis à dialyser dans des boudins de cellophane "Nojax 16" préalablement lavés pendant 24 heures avec de l'eau bidistillée.

a) Heteronereis intactes -

4 à 5 Heteronereis d'un sexe donné sont introduites dans un boudin à dialyse contenant 50 ml d'eau de mer et mises à dialyser contre 100 ml d'eau de mer pendant 2 à 4 h à 20° C ; dans ce cas, toutes les Platynereis introduites dans le boudin à dialyse libèrent leurs produits génitaux quelques minutes après le début de l'expérience.

b) Homogénat d'Heteronereis

Dix Heteronereis mâles ou femelles sont homogénéisées 2 à 4 minutes avec l'appareil de POTTER - ELVEJHEM dans 10 ml d'eau bidistillée, puis l'homogénat est placé en dialyse durant 6 à 48 heures à 4° C contre de l'eau bidistillée renouvelée toutes les 6 à 12 heures (70 ml d'eau bidistillée pour 50 ml du produit mis à dialyser).

c) Surnageant de centrifugation d'un homogénat

350 femelles et 950 mâles sont homogénéisés par lots de 20 à 30 Heteronereis dans 10 ml d'eau bidistillée avec l'appareil de Potter-Elvejhem. L'homogénat est centrifugé pendant 15 minutes à 4° C à 5000 tours/mi-
minute. Le surnageant est mis en dialyse pendant 1 à 4 jours dans les mêmes conditions que l'homogénat d'Heteronereis.

Dans tous les cas, le volume des dialysats est toujours ramené à 50 ml environ par évaporation sous pression réduite à l'aide de l'évaporateur rotatif "ROTAVAPOR 'R' BUCHI" (Bain-marie à 20-30° C). L'activité des fractions (adialysable et dialysable) est éprouvée en les ajoutant (5 à 50 µl) à l'eau d'élevage d'un individu de sexe opposé à celui dont proviennent les fractions.

TABIEAU 14

Dialyse

Comportement de Pl. dumerilii femelles mises en présence respectivement des fractions dialysable et adialysable provenant d'Heteronereis mâles.

<u>Fractions</u>	<u>Réaction négative</u>	<u>Réaction positive</u>	
	= indifférence	Excitation	Emission des produits génitaux

1) <u>Fraction dialysable</u>			
• d' <u>Heteronereis</u> "intactes" (8)	0 %	100 %	100 %
• d'un homogénat d' <u>Heteronereis</u> (16)	0 %	100 %	100 %
• du surnageant d'un homogénat d' <u>Heteronereis</u> (19)	0 %	100 %	89 %
2) <u>Fraction adialysable</u>			
• d'un homogénat d' <u>Heteronereis</u> (15)	100 %	0 %	0 %
• du surnageant d'un homogénat d' <u>Heteronereis</u> (16)	100 %	0 %	0 %

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de cas observés.

2 - Résultats

Dans tous les cas, l'eau distillée ajoutée seule à l'eau de mer ne perturbe pratiquement pas le comportement des Heteronereis et ne provoque jamais l'émission des produits génitaux. Il est donc possible d'envisager l'action des différentes fractions indépendamment de celle de leur solvant.

Les résultats obtenus sont identiques que la dialyse ait été faite à partir d'Heteronereis entières, d'homogénat ou du surnageant de centrifugation d'homogénat. Dans la plupart des cas, la fraction dialysable provoque la danse nuptiale et l'émission des produits génitaux (tableaux 13 et 14). Des essais effectués avec la fraction contenue dans le boudin à dialyse à différents moments par rapport au début de l'opération ont montré d'autre part que le facteur actif dialyse complètement dans un délai de 48 h (0 % de cas d'émission des gamètes mâles ou femelles après 48 h de dialyse, tandis que 63 % de cas d'émissions mâles et 85 % de cas d'émissions femelles ont été encore obtenus après 6 h de dialyse).

3 - Discussion

Nos résultats montrent que la substance excitatrice mâle ou femelle, responsable du déclenchement de la danse nuptiale et de l'émission des produits génitaux chez Pl. dumerilii, est dialysable et donc de faible masse moléculaire.

B - FRACTIONNEMENT PAR CHROMATOGRAPHIE SUR ECHANGEURS D'IONS D'UN SURNAGEANT ET D'UN DIALYSAT

1 - Techniques

Ce procédé réalise un fractionnement des constituants organiques en composés "neutres", "basiques", "acides" selon le schéma de J. MONTREUIL et P. SCRIBAN (1952).

Le fractionnement, soit d'un surnageant, soit d'un dialysat provenant du surnageant, est réalisé par un passage successif sur des colonnes de résine à échanges de cations (Dowex 50x8 "mesh 25-50", forme acide) puis d'anions (Duolite A 102 D "mesh 25-50", forme formiate) (Fig. 11).

On emploie 60 ml de résine. Ces résines sont contenues dans des colonnes en verre Pyrex de 1,9 cm de diamètre sur une hauteur de 23 cm. La forme acide de l'échangeur de cations (Dowex 50 x 8) est obtenue par le passage de

- fraction dialysable
- surnageant

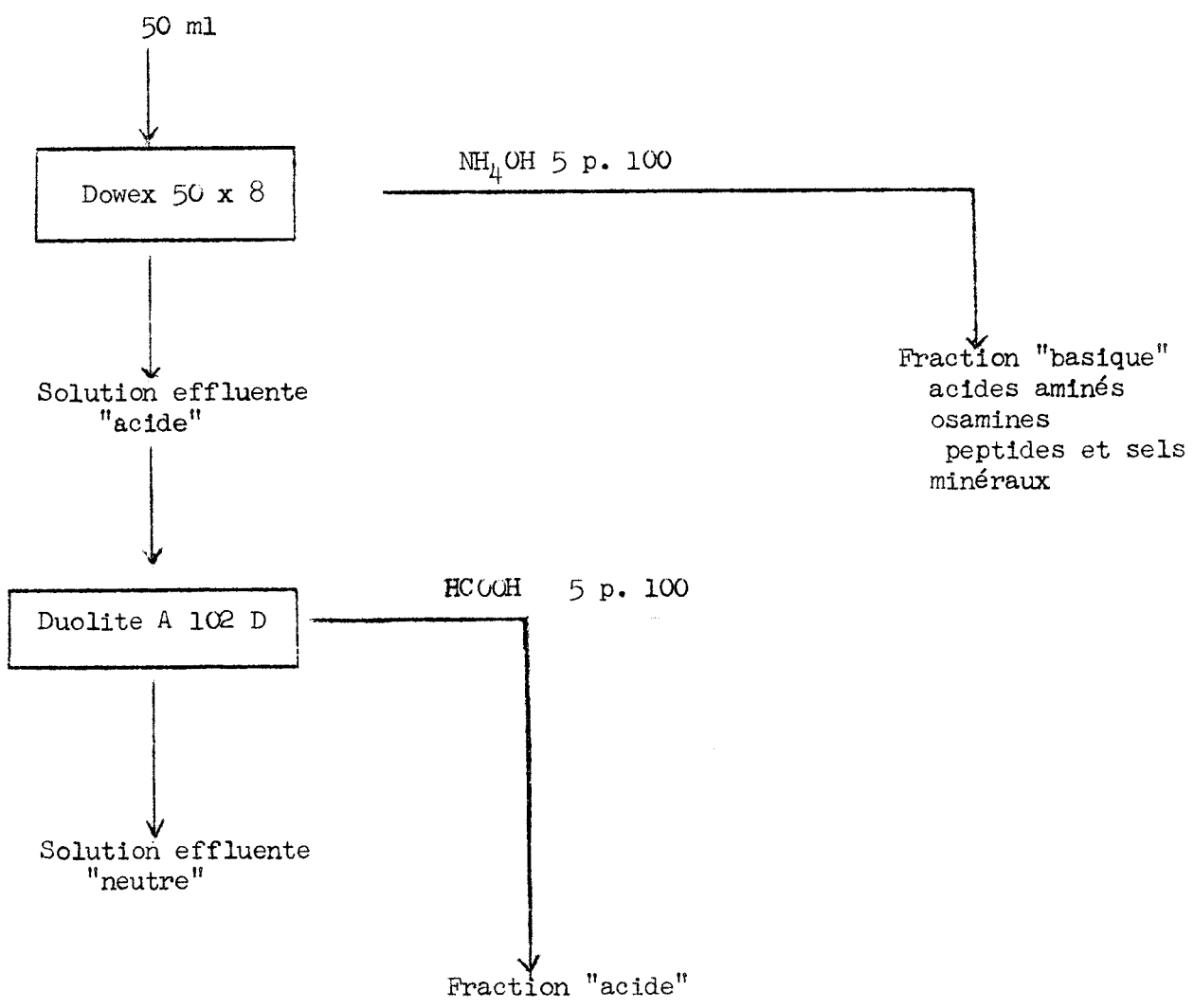


Fig. 11 - Schéma de fractionnement de la "fraction dialysable" et du "surnageant" sur des échangeurs d'ions.

300 ml d'acide chlorhydrique 3 N, suivi d'un lavage à l'eau distillée jusqu'à ce que le pH du liquide effluent atteigne 5,5-6 (pH de l'eau distillée).

La forme formiate de l'échangeur d'anions (Duolite A 102 D) est obtenue par le passage de 600 ml de Soude 3 N, suivi d'un lavage à l'eau distillée jusqu'à ce que le liquide effluent soit neutre, puis passage d'acide formique concentré (3 fois le volume de la résine) et lavage à l'eau distillée jusqu'à ce que le pH du liquide effluent atteigne 4,5-5.

Le fractionnement a été effectué, ^{soit} à partir de 50 ml d'un surnageant de centrifugation d'homogénat d'Heteronereis correspondant à 50 mâles ou 50 femelles, soit à partir de 50 ml d'un dialysat provenant du surnageant d'un homogénat de 100 femelles ou de 300 mâles.

Chacune de ces deux solutions est passée sur l'échangeur de cations, puis sur l'échangeur d'anions contenus dans deux colonnes séparées, mais raccordées à l'aide d'un tube en caoutchouc de manière à ce que la purification s'effectue en une seule opération. Les colonnes sont ensuite lavées avec 300 à 500 ml d'eau distillée. Ces eaux de lavage ajoutées au premier liquide effluent représentant la "fraction neutre" sont totalement dépourvues de sels minéraux et renferment tous les composés organiques "neutres".

Ce mode opératoire réalise le dessalage des solutions, mais il possède, en outre, l'avantage de fractionner les composés organiques. En effet, les résines échangeuses d'ions peuvent être traitées séparément par des solutions qui déplacent les composés acides retenus par l'échangeur d'anions et les composés basiques retenus par l'échangeur de cations : la "fraction acide" (éluat de Duolite A 102 D) (acides organiques, acide aspartique, éthers phosphoriques, etc...) sera obtenue par le passage de 300 ml d'une solution aqueuse d'acide formique à 5 p. 100 (V : V) et la "fraction basique" (éluat de Dowex 50 x 8) (osamines, acides aminés) par le passage de 300 ml d'une solution aqueuse d'ammoniaque à 5 p. 100 (V : V).

Le protocole expérimental décrit est schématisé sur la fig. 11.

Les différentes fractions (acide, basique et neutre) sont concentrées jusqu'à 20-30 ml par évaporation sous pression réduite et leur activité est déterminée après avoir amené leur pH au voisinage de la neutralité ^{*}. Les essais

^{*}

- La fraction "acide" est amenée à pH 7 par addition d'ammoniaque.
- La fraction "basique" est amenée à pH 7 par addition d'acide chlorhydrique.

TABLEAU 15

Fractionnement sur résines échangeuses d'ions.

Comportement de Pl. dumerilii mâles mises en présence des fractions "neutres", "basiques" et "acides" provenant d'Heteronereis femelles.

<u>Fractions</u>		Réaction négative		Réaction positive	
		indifférence	Excitation	Excitation	Emission des produits génitaux
1) Expérience témoin					
Eau distillée	(8)	100 %	0 %	0 %	0 %
2) " <u>Fraction neutre</u> "					
. du surnageant	(16)	0 %	100 %	61 %	
. du dialysat	(24)	0 %	100 %	87 %	
3) " <u>Fraction basique</u> "					
. du surnageant	(15)	80 %	20 %	6 %	
. du dialysat	(13)	86 %	14 %	7 %	
4) " <u>Fraction acide</u> "					
. du surnageant	(9)	100 %	0 %	0 %	
. du dialysat	(12)	100 %	0 %	0 %	

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de cas observés.

BIS
LILLE

TABIEAU 16

Fractionnement sur résines échangeuses d'ions.

Comportement de Pl. dumerilii femelles mises en présence des fractions "neutres, "basiques" et "acides" provenant d'Heteronereis mâles.

<u>Fractions</u>	<u>Réaction négative</u>		<u>Réaction positive</u>	
	= indifférence	Excitation	Emission des produits génitaux	
1) Expérience témoin Eau distillée (9)	100 %	0 %	0 %	
2) " <u>Fraction neutre</u> "				
. du surnageant (13)	0 %	100 %	92 %	
. du dialysat (17)	0 %	100 %	76 %	
3) " <u>Fraction basique</u> "				
. du surnageant (11)	83 %	17 %	17 %	
. du dialysat (14)	79 %	21 %	7 %	
4) " <u>Fraction acide</u> "				
. du surnageant (10)	100 %	0 %	0 %	
. du dialysat (12)	100 %	0 %	0 %	

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de cas observés.

biologiques ont été réalisés comme pour les dialysats. Le rôle éventuel de l'éluat sur le comportement des Heteronereis a été apprécié.

2 - Résultats (tableaux 15 et 16)

Dans tous les cas, l'activité de chacune des trois fractions provenant d'un surnageant de centrifugation d'homogénat s'est révélée identique à celle des fractions correspondantes issues de la fraction dialysable. Par contre, le comportement des Platynereis diffère suivant le type de fraction avec laquelle elles sont mises en présence.

En particulier, la fraction "neutre" excite souvent violemment les Platynereis de sexe opposé à celui dont provient la fraction et déclenche une danse nuptiale caractéristique suivie, le plus souvent, par l'émission des produits sexuels.

Par contre, la "fraction basique" est peu active ; elle provoque, dans quelques cas seulement, l'émission des produits génitaux.

Enfin, la "fraction acide" se révèle comme étant sans effet sur le comportement nuptial des Platynereis.

3 - Discussion

Les résultats obtenus montrent que la substance excitatrice mâle ou femelle n'est pratiquement pas retenue par les résines échangeuses d'ions utilisées dans notre travail ; il semble toutefois que le produit actif subisse une légère rétention sur la résine échangeuse de cations, étant donné que la fraction "basique" présente une activité légèrement positive vis-à-vis des Platynereis du sexe opposé. Il est d'ailleurs intéressant de souligner à ce propos la similitude de comportement des substances mâle et femelle au cours du fractionnement que nous avons effectué ; toutes deux sont dialysables et présentes dans l'éluat "neutre".

C - FRACTIONNEMENT DE L'ELUAT NEUTRE PAR CHROMATOGRAPHIE SUR GEL DE SEPHADEX

Nous avons tenté de séparer les constituants de la fraction "neutre" par chromatographie en colonne sur Séphadex G 25 "normal", "médium" ou "fine".

TABIEAU 17

Comportement d'Heteronereis mâles (Pl. dumerilii) en présence des fractions obtenues après passage de la "fraction neutre" femelle sur gel de Sephadex G 25 "fine" (1er fractionnement).

<u>Fractions</u>	<u>Réaction négative</u>		<u>Réaction positive</u>	
	(= indifférence)	Excitation	Emission des produits génitaux	
1 (8)	100 %	0 %	0 %	
2	-	-	-	
3 (12)	25 %	75 %	25 %	
4 (11)	1 %	99 %	54 %	
5 (21)	0 %	100 %	76 %	
6 (8)	25 %	75 %	0 %	

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre d'Heteronereis éprouvées ; les tirets correspondent à des expériences non effectuées.



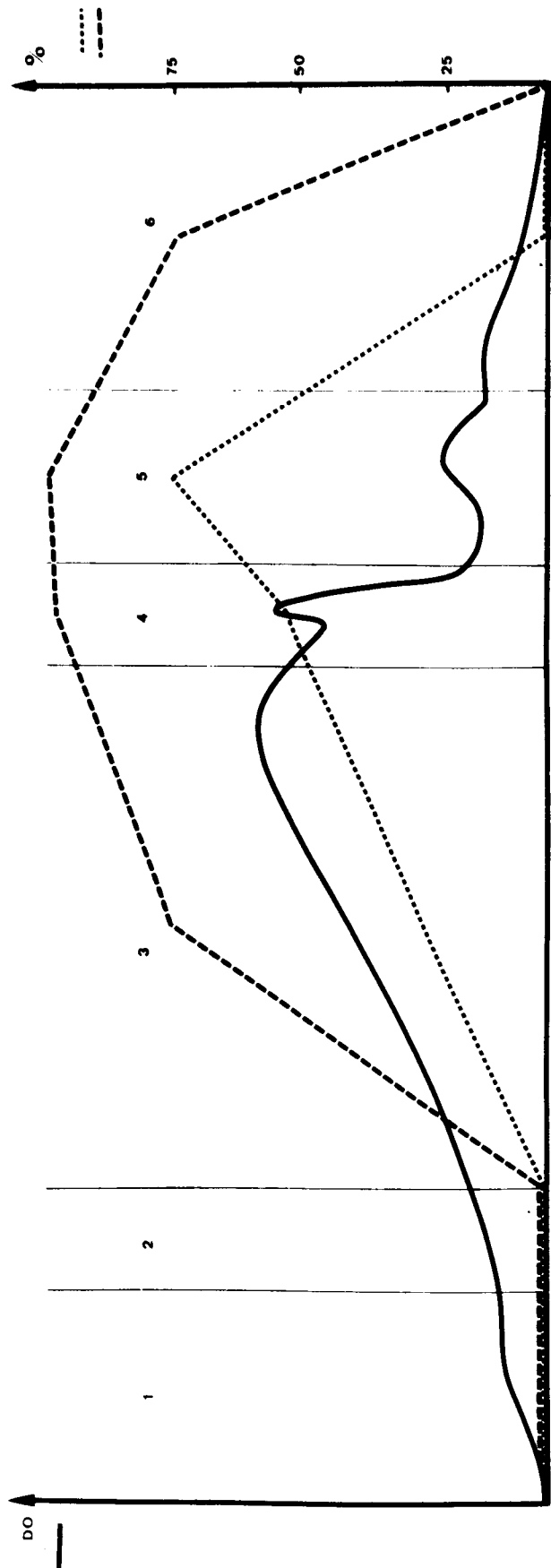


Figure 12

Premier fractionnement de l'éluat neutre femelle par chromatographie sur gel de Sephadex "fine". Trait continu, densité optique de l'éluat ; trait discontinu (.....) pourcentage d'Heteronereis mâles présentant une excitation en présence de la fraction correspondante de l'éluat. Trait discontinu (.....) pourcentage d'Heteronereis mâles émettant leurs produits génitaux en présence de la fraction correspondante de l'éluat. NO, densité optique.



1 - Techniques

Une quantité de "phase neutre" correspondant à une concentration de 5 p. 100 est dissoute dans l'eau bidistillée. Cette solution est chromatographiée sur une colonne de Sephadex G 25 "fine" (2 x 72 cm) gonflé 24 heures dans l'eau bidistillée, dégazé et stabilisé à la température ambiante. Cette chromatographie de gel filtration consiste en un "tamisage moléculaire" réalisé par des gels réticulés de dextrans.

Les mélanges de substances de masse moléculaire différente sont fractionnés de telle manière que les composés se présentent à la sortie de la colonne dans l'ordre des masses moléculaires décroissantes.

Les composés sont déplacés par passage d'eau bidistillée préalablement dégazée et dont le débit est réglé par une pompe péristaltique ; ils sont recueillis par fraction de 2 ml avec enregistrement automatique de l'absorbance de chaque fraction à l'aide d'un absorptiomètre en lumière ultraviolette à 280 nm.

2 - Résultats

a) Chromatographie de la fraction "neutre" femelle

Nous avons réalisé à des moments différents deux séries d'expériences dont les résultats sont illustrés par les figures 12 et 13. Le gel de Sephadex G 25 "fine" fournit dans les deux cas 4 pics d'élution. En raison du chevauchement des pics successifs, nous avons procédé à une répartition des tubes en plusieurs fractions.

1er fractionnement (fig. 12)

fraction 1	tubes 13 à 18
fraction 2	tubes 19 à 21
fraction 3	tubes 22 à 36
fraction 4	tubes 37 et 38
fraction 5	tubes 39 à 42
fraction 6	tubes 43 à 50

TABLEAU 18

Comportement d'Heteronereis mâles (Pl. dumerilii) en présence des fractions obtenues après passage de la "fraction neutre" femelle sur gel de Sephadex G 25 "fine" (2ème fractionnement).

<u>Fractions</u>	<u>Réaction négative</u>		<u>Réaction positive</u>	
	(= indifférence)	Excitation	Emission des produits génitaux	
1 (6)	100 %	0 %	0 %	
2 (7)	100 %	0 %	0 %	
3 (7)	100 %	0 %	0 %	
4 (10)	0 %	100 %	60 %	
5 + 6 (8)	75 %	25 %	0 %	

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre d'Heteronereis éprouvées.



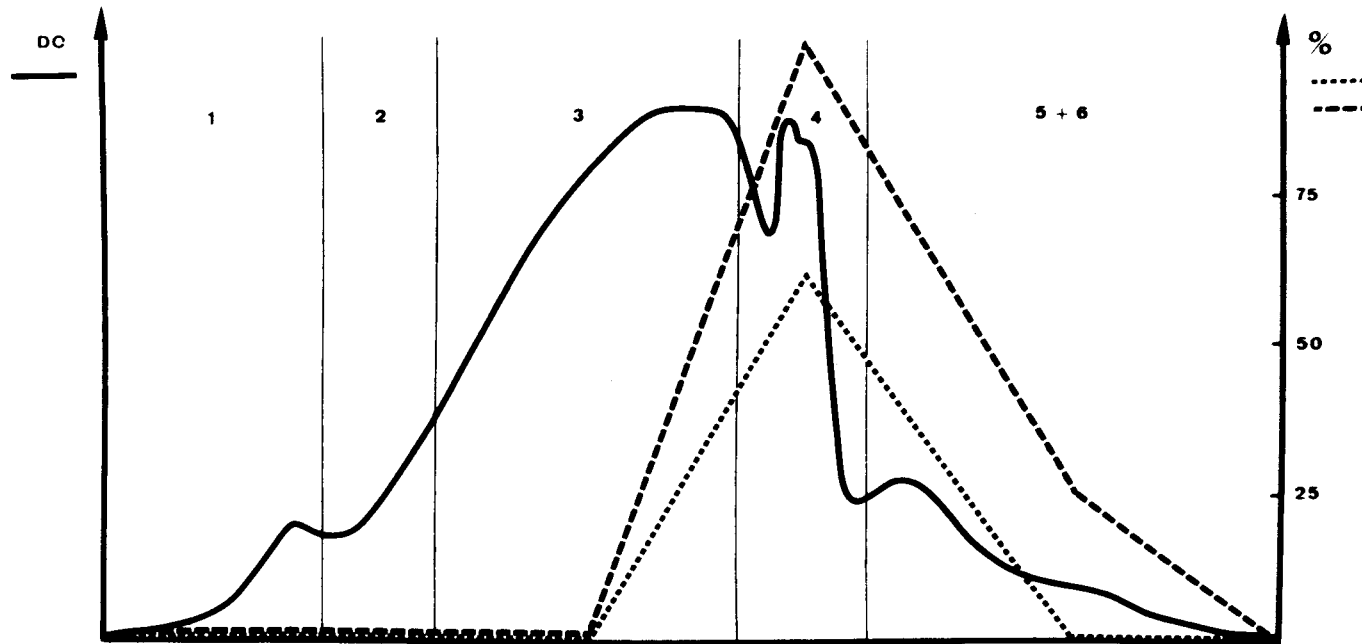


Figure 13

Deuxième fractionnement de l'éluat neutre femelle par chromatographie sur gel de Sephadex "fine". Trait continu, densité optique de l'éluat ; trait discontinu (-----) pourcentage d'Heteronereis mâles présentant une excitation en présence de la fraction correspondante de l'éluat. Trait discontinu (.....) pourcentage d'Heteronereis mâles émettant leurs produits génitaux en présence de la fraction correspondante de l'éluat. DO, densité optique.



2ème fractionnement (fig. 13)

fraction 1	tubes 1 à 10
fraction 2	tubes 11 à 14
fraction 3	tubes 15 à 26
fraction 4	tubes 27 à 30
fraction 5 ₊ 6	tubes 31 à 50

Chacune des différentes fractions a été aussitôt lyophilisée et le lyophilisat éprouvé ultérieurement après dilution dans de l'eau de mer sur des Heteronereis mâles.

Les résultats biologiques sont groupés dans les tableaux 17 et 18 et visualisés sur les figures 12 et 13. On constate que ce sont les fractions 4 et 5 qui se révèlent les plus efficaces en ce qui concerne l'excitation des Heteronereis et l'émission des produits génitaux. Une certaine activité est observée aussi au niveau des fractions situées de part et d'autre de ces fractions, notamment dans le fractionnement correspondant à la fig. 12, mais jamais, par contre, dans les deux premières fractions (1 et 2). L'étalement de la substance active sur plusieurs fractions se manifeste cependant suivant un gradient d'activité ou de concentration dont le maximum apparaît situé au niveau des fractions 4 et 5. Il est vraisemblable que cette répartition de la substance après chromatographie sur G 25 "fine" résulte du chevauchement des pics successifs.

b) Chromatographie de la fraction "neutre" mâle

Après passage de la fraction "neutre" mâle sur gel de Sephadex G 25 "médium" ou "fine", on obtient 4 pics d'éluat (fig. 14). Comme pour l'éluat "neutre" femelle, nous avons réalisé un isolement arbitraire des pics en constituant les 4 fractions suivantes :

fraction 1	tubes 39 à 44
fraction 2	tubes 45 à 48
fraction 3	tubes 49 à 55
fraction 4	tubes 56 à 65

Chacune de ces fractions est traitée comme précédemment et éprouvée sur des Heteronereis femelles.

Les résultats obtenus sont groupés dans le tableau 19 et schématisés

TABIEAU 19

Comportement d'Heteronereis femelles (Pl. dumerilii) en présence des fractions recueillies après passage de la fraction "neutre" mâle sur gel de Sephadex G 25 "fine".

<u>Fractions</u>		<u>Réaction négative</u> (= indifférence)	<u>Réaction positive</u> Excitation	Emission des produits génitaux
1	(22)	41 %	59 %	18 %
2	(8)	40 %	60 %	10 %
3	(8)	38 %	62 %	0 %
4	(21)	27 %	73 %	37 %

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre d'Heteronereis éprouvées.



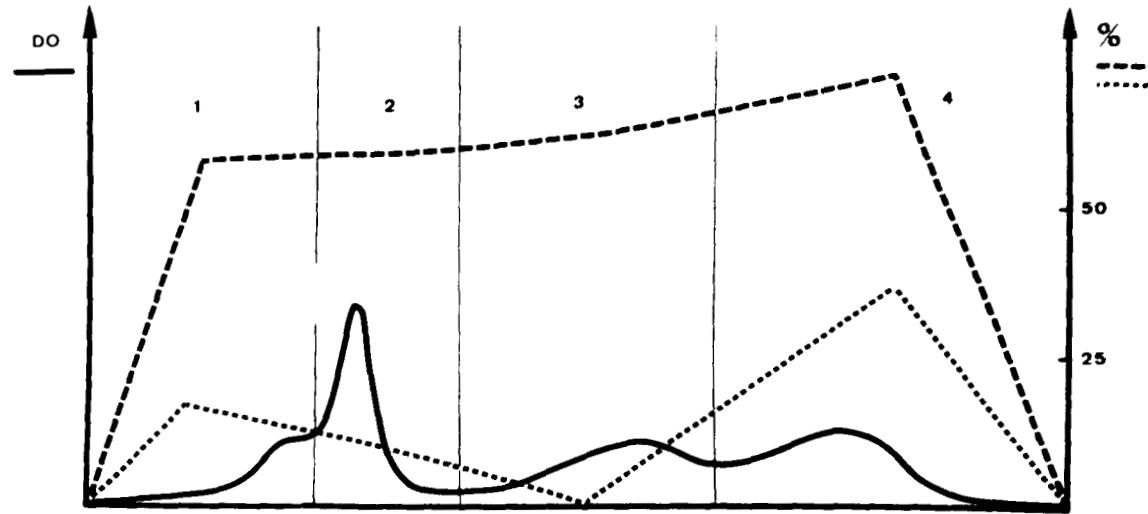


Figure 14

Fractionnement de l'éluat neutre mâle par chromatographie sur gel de Sephadex "fine".
 Trait continu, densité optique de l'éluat ; trait discontinu (-----) pourcentage
 d'Heteronereis mâles présentant une excitation en présence de la fraction correspondante
 de l'éluat. Trait discontinu (.....) pourcentage d'Heteronereis mâles émettant leurs
 produits génitaux en présence de la fraction correspondante de l'éluat.
 DO, densité optique.



sur la figure 14. On constate que toutes les fractions excitent les Heteronereis pratiquement de façon égale. Par contre, on observe deux "pics" d'émission de produits génitaux, l'un correspondant aux fractions 1 et 2 (respectivement 18 et 10 % de cas d'émission) l'autre à la fraction 4 avec cependant un pourcentage d'émission nettement supérieur. La présence de substance active dans les deux premières fractions est surprenante si l'on considère sa répartition dans les fractions suivantes. Comme elle correspond à des composés de poids moléculaire plus élevé que ceux de la fraction 4 puisque élués les premiers, on peut penser que la masse moléculaire de la substance active résulterait d'une polymérisation de celle-ci, ou d'une combinaison chimique, ou d'une dénaturation lors des différents traitements, ou encore d'un phénomène d'absorption au niveau du gel d'où un retard lors de l'élution. Des expériences complémentaires s'avèrent nécessaires pour élucider ce problème.

3 - Discussion

La chromatographie de l'éluat "neutre" de mâles et de femelles sur gel de Sephadex G 25 permet donc de fractionner celui-ci et de localiser la substance active dans une des sous-fractions obtenues. L'appréciation de l'activité biologique des fractions actives montre d'ailleurs toujours qu'elles interviennent à la fois sur l'excitation des Heteronereis et sur l'émission des produits génitaux. En effet, les courbes relatives au pourcentage de réponses positives vis-à-vis de ces deux comportements apparaissent toujours superposées, la courbe du pourcentage d'émission de produits génitaux étant située sous celle correspondant au pourcentage d'individus présentant une excitation en présence de l'éluat.

Ces observations nous permettent de penser qu'il y aurait probablement une seule et même substance dont le rôle serait de déclencher une excitation suffisante pour entraîner automatiquement l'émission des produits génitaux. Comme d'autre part l'excitation momentanée d'une Heteronereis peut être provoquée par divers stimulus aspécifiques (voir chapitre précédent), nous pensons devoir considérer comme meilleur critère de l'activité d'une substance, l'émission des produits génitaux.

III - DISCUSSION GENERALE

Les résultats obtenus par dialyse et fractionnement du dialysat sur résines échangeuses d'ions et sur gel de Sephadex G 25 permettent de penser que la substance excitatrice mâle ou femelle de Pl. dumerilii est thermolabile et

de faible masse moléculaire (de l'ordre de 2500 à 5000) ; des travaux actuellement en cours suggèrent qu'elle serait d'autre part de nature protéinique, ce qui rendrait compte d'ailleurs de sa thermolabilité mise en évidence dans le chapitre précédent. En ce qui concerne les femelles, la substance excitatrice est donc différente de la "fertilisine", non dialysable (TOWNSEND, 1939), que LILLIE et JUST, 1913 considéraient comme étant responsable à la fois du déclenchement de la danse nuptiale et de l'émission des produits génitaux chez le mâle, et de l'agglutination des spermatozoïdes. D'autre part, chez Pl. dumerilii, la substance excitatrice n'est certainement pas représentée par du glutathion comme le pense TOWNSEND (1939) pour Nereis succinea Leuckart (= Nereis limbata Ehlers) ; en effet, chez l'espèce que nous avons étudiée, le glutathion pur est inefficace sur le comportement nuptial des Heteronereis mâles ou femelles. En outre, lors d'un fractionnement sur résines échangeuses d'ions, il est retenu par l'échangeur de cations et ne peut donc être présent que dans la "fraction basique".

Il est intéressant de constater que la substance excitatrice de Pl. dumerilii présente certaines des caractéristiques de la "gamete shedding substance" isolée par CHAET (1966) (= gonad stimulating substance de KANATANI, 1969) ; celle-ci est en effet dialysable et de nature polypeptidique. Toutefois, il faut rappeler que son mode d'action est différent ; en effet la gonad stimulating substance (GSS) intervient directement sur la paroi de l'ovaire en induisant la formation d'une deuxième substance la "meiosis inducing substance" (MIS) qui déclenche la maturation et l'émission des ovocytes, vraisemblablement en dissolvant le ciment interfolliculaire (KANATANI, 1969). Par contre chez Pl. dumerilii la substance excitatrice agit par l'intermédiaire du système nerveux qui provoque les contractions musculaires responsables de la nage nuptiale et en particulier de l'émission des produits génitaux.

IV - CONCLUSION

Chez les Heteronereis de Pl. dumerilii en essaimage, l'excitation et l'émission des produits génitaux est provoquée par une substance excitatrice qui est présente dans une fraction obtenue en associant la chromatographie sur résines échangeuses d'ions et la chromatographie sur gel de Sephadex G 25 "fine". Cette substance, dialysable est probablement de nature polypeptidique. Les résultats obtenus permettent d'autre part de penser qu'il n'existerait qu'une substance excitatrice par sexe qui serait responsable de l'excitation de l'Heteronereis ; l'émission des produits génitaux ne serait que la conséquence mécanique de l'excitation.

CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE

Les formations apparaissant sur les cirres parapodiaux des Nereis au cours de l'hétéronéridation (crénélures et renflement chez le mâle, renflement chez la femelle) et le pygidium (papilles pygidiales chez le mâle uniquement) représentent les éléments jouant un rôle fondamental dans la reproduction au cours de l'essaimage.

Les papilles pygidiales du mâle constituant les voies d'évacuation du sperme et servent à son émission ; ce système permet au mâle de participer efficacement à plusieurs danses nuptiales. Chez la femelle, il n'existe aucun dispositif particulier intervenant dans l'expulsion des ovocytes qui sont évacués en une seule fois par déchirement de la paroi du corps.

Les crénélures et les renflements des cirres parapodiaux d'Heteronereis permettent à celles-ci de percevoir leur partenaire grâce à une substance excitatrice émise par ce dernier. Cette substance intervient en qualité de chémostimulant au niveau des complexes chémorécepteurs situés dans les crénélures et les renflements et déclenche la nage nuptiale dont le terme est représenté par l'émission des produits génitaux.

La substance excitatrice est présente à la surface du corps et dans le liquide coelomique des Heteronereis ; elle n'a pas été détectée dans les produits génitaux lavés. La substance excitatrice est caractéristique du sexe mais non spécifique. Elle est thermolabile, dialysable et probablement de nature protéinique.

TROISIEME PARTIE

DETERMINISME DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES.

Un dimorphisme sexuel apparaît chez la plupart des Nereidae au cours de l'hétéronéréidation. Il se manifeste au niveau des cirres parapodiaux et du pygidium et se caractérise par l'apparition de renflement (mâles et femelles) et de crénelures (mâles uniquement) sur les cirres parapodiaux, et de papilles au niveau du pygidium des mâles. Les renflements et les crénelures représentent des organes sensoriels adaptés à la réception de stimuli chimiques émis par l'autre sexe et provoquant la danse nuptiale et l'émission des produits génitaux ; les papilles pygidiales sont des tubules servant à l'émission du sperme. Cependant, bien que la structure et la fonction de ces deux types de caractères sexuels soient très différentes, il convient de remarquer que leur différenciation est synchrone et résulte de la levée de l'inhibition endocrine cérébrale. D'autre part, dans les deux cas, elle fait intervenir un seul et même tissu, l'épiderme, dont l'activité mitotique, déclenchée dès l'ablation des ganglions cérébroïdes, aboutit suivant le cas, à l'édification de renflements, de crénelures, ou de papilles pygidiales.

Il apparaît donc que des caractères sexuels somatiques sont inscrits au niveau de certaines structures (cirres parapodiaux et pygidium) et ne s'expriment, tout comme d'ailleurs les autres formations somatiques caractéristiques de l'épitoque (lamelles parapodiales, soies hétéronéréidiennes) que lorsque le contrôle cérébral est aboli. Le déterminisme et les modalités de la détermination de ces caractères et notamment du dimorphisme sexuel sont cependant inconnus.

Nous nous proposons dans cette troisième partie de tenter de résoudre ce problème par l'expérimentation. Nous envisagerons d'abord les modalités de la différenciation des caractères sexuels somatiques (Chapitre VIII) avant de considérer leur déterminisme (Chapitre IX) et le problème de la stabilité de leur détermination (Chapitre X).

CHAPITRE VIII

MODALITES DE LA DIFFERENCIATION DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES.

Le dimorphisme sexuel des Heteronereis réside d'une part dans la nature (crénelures ou renflement) des modifications des cirres parapodiaux et leur localisation sur l'axe antéro-postérieur du corps, d'autre part dans la différenciation ou non de papilles pygidiales. L'apparition de crénelures est spécifique du mâle, d'autre part elle concerne uniquement les cirres parapodiaux dorsaux de la zone hétéronéréidienne de l'animal. Les renflements apparaissent à la fois chez les mâles et les femelles sur les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux des premiers segments de la zone non transformée ; le nombre de segments dont les cirres parapodiaux se renflent diffère cependant (chez la plupart des espèces) en fonction du sexe ; les mâles possèdent généralement un plus grand nombre de segments à cirres parapodiaux renflés. Les papilles pygidiales, par contre, n'apparaissent que chez les mâles.

Ces caractères se différencient normalement au cours de l'hétéronéréidation, c'est-à-dire au terme de la vie de l'animal. Comme il est possible de provoquer l'épitoquie par une simple décérébration (DURCHON, 1949 et 1952), nous avons recherché l'influence de l'âge de la Nereis sur la différenciation de ces caractères ainsi que celle de facteurs exogènes comme le jeûne et la température d'élevage.

I - MATERIEL ET TECHNIQUES

Les expériences ont été effectuées sur N. pelagica et P. cultrifera. Ces deux espèces présentent l'avantage d'être représentées abondamment pendant toute l'année sur nos côtes en des lieux d'accès relativement aisé.

L'état sexuel des Nereis est apprécié par l'examen microscopique d'une ponction coelomique ; lorsque aucune cellule sexuelle n'est détectée par ce procédé, nous avons eu recours à l'étude de coupes histologiques effectuées dans la zone postérieure du corps.

L'épitoquie expérimentale est provoquée par décérébration suivant la technique de DURCHON (1949 ; 1952).

Les modalités de la différenciation des caractères sexuels somatiques ont été recherchées en utilisant différentes conditions d'élevage dont le détail sera rapporté au cours de l'exposé.

II - RESULTATS

Dans la nature, les caractères sexuels somatiques des Nereis commencent à apparaître au début de l'hétéronéridation (P. cultrifera de 3 ans ; N. pelagica de 2 ans) alors que les lamelles parapodiales ne sont pas ou sont à peine perceptibles à l'observation de la morphologie externe ; ils sont complètement différenciés une semaine environ avant l'épitoque de l'Annélide.

Nous envisagerons les modalités de la différenciation des crénelures et des renflements des cirres parapodiaux puis de celle des papilles pygidiales chez des Nereis d'âge varié, soumises au jeûne ou à différentes températures.

A - INFLUENCE DE L'ÂGE DES NEREIS SUR LA DIFFERENCIATION DES CARACTÈRES SEXUELS SOMATIQUES

1 - Techniques

Les Nereis expérimentées (N. pelagica et P. cultrifera) sont sexuellement différenciées ou non. Les individus sexués sont d'âge varié ; comme la maturation de leurs produits génitaux s'étale sur une longue période (1 an pour N. pelagica, mâles et femelles et P. cultrifera mâles ; 1 an et demi pour P. cultrifera femelles) nous les avons classés en fonction de leur état génital. Les femelles ont été réparties en 10 catégories suivant le diamètre de leurs ovocytes : 20-30 μ ; 40 μ ; 50-60 μ ; 80 μ ; 90-100 μ ; 120 μ ; 140 μ ; 150-170 μ ; 180 μ ; 190-200 μ .

Chez les mâles, nous avons distingué deux lots : le premier groupant les individus dont les spermatoocytes se présentent en amas mûrifformes, le deuxième rassemblant les Nereis dont les spermatoocytes sont en masses ovalaires. Chez tous ces individus, l'épitoque est provoquée par décérébration ; les Nereis en expérience sont isolées dans des cristallisoirs contenant de l'eau de mer normale et élevées à une température de 15° C environ. Les expériences ont été conduites à différents moments de l'année.

TABIEAU 20

Différenciation des caractères sexuels somatiques chez des N. pelagica et P. cultrifera, différenciées sexuellement, d'âges variés.

	Produits génitaux contenus dans le coelome au moment de la décérébration	Caractères sexuels	
		Cirres parapodiaux	Pygidium
Mâle	spermatocytes (95-65)	type mâle (95-65)	type mâle (95-65)
Femelle	ovocytes 20-30 μ (19-11)	type femelle (19-11)	type femelle (6-3) type mâle (13-8)
	ovocytes 40 μ (14-9)	type femelle (14-9)	type femelle (6-4) type mâle (8-5)
	ovocytes 50-60 μ (15-10)	type femelle (15-10)	type femelle (15-10)
	ovocytes 80 μ (13-7)	type femelle (13-7)	type femelle (13-7)
	ovocytes 90-100 μ (10-10)	type femelle (10-10)	type femelle (10-10)
	ovocytes 120 μ (9-8)	type femelle (9-8)	type femelle (9-8)
	ovocytes 140 μ (11-9)	type femelle (11-9)	type femelle (11-9)
	ovocytes 150 μ (7-5)	type femelle (7-5)	type femelle (7-5)
	ovocytes 170 μ (9-7)	type femelle (9-7)	type femelle (9-7)
	ovocytes 180 μ (11-9)	type femelle (11-9)	type femelle (11-9)
	ovocytes 190-200 μ (12-6)	type femelle (12-6)	type femelle (12-6)

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de cas observés (N. pelagica-P. cultrifera).

Type mâle : Cirres parapodiaux des 7 premiers segments renflés, cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure crénelés ; papilles pygidiales.

Type femelle : Cirres parapodiaux des 5 (N. pelagica) ou 7 (P. cultrifera) premiers segments renflés, cirres parapodiaux de la région postérieure lisses ; pas de papilles pygidiales.

2 - Résultats

Nous rapporterons successivement les résultats obtenus avec les Nereis sexuellement différenciées, puis avec les individus indifférenciés.

a) Evolution des Nereis sexuellement différenciées (Tableau 20)

Le travail a porté sur 150 mâles et 220 femelles. Dans tous les cas, les Nereis deviennent épitoques dans un délai de 30 à 35 jours après la décérébration. Tous les individus mâles atteignent la maturité sexuelle complète (spermatozoïdes). Par contre, chez les femelles, seuls les individus dont les ovocytes avaient initialement un diamètre supérieur ou égal à 60 μ pour N. pelagica et 140 μ pour P. cultrifera, évoluent jusqu'à la maturité (diamètre des ovocytes 200 μ pour N. pelagica, 225-250 μ pour P. cultrifera) ; chez les femelles plus jeunes, le diamètre des ovocytes atteint au plus une valeur comprise entre 100 et 150 μ environ.

Aucune inversion sexuelle n'a été observée. Les caractères sexuels se développent toujours normalement sur les cirres parapodiaux même lorsque les produits génitaux de l'Heteronereis n'ont pas atteint la maturité (cas des jeunes femelles) ; ils sont toujours conformes au sexe de l'individu. En outre, les transformations histologiques, cytologiques et histochimiques des cirres parapodiaux sont toujours identiques à celles observées chez les Heteronereis naturelles.

Par contre, les papilles pygidiales ne se développent pas seulement chez les mâles mais aussi chez les très jeunes femelles (ovocytes de 20-40 μ de diamètre) ; en effet, chez 60 à 70 % de ces dernières il apparaît de petites papilles pygidiales.

b) Evolution des Nereis indifférenciées sexuellement (Tableau 21)

Le travail a été effectué sur 100 N. pelagica et 100 P. cultrifera. Bien que de petite taille (2 à 2,5 cm sous anesthésie, 40 à 70 segments) les Nereis indifférenciées sexuellement deviennent épitoques dans les deux mois qui suivent l'ablation du cerveau. Les produits génitaux peuvent ou non se différencier. Nous considérerons chacun de ces deux cas.

TABEAU 21

Différenciation des caractères sexuels chez des N. pelagica et
P. cultrifera indifférenciées sexuellement au moment de la
décérébration.

Différenciation génitale	Caractères sexuels	
	Cirres parapodiaux	Pygidium
Mâle (53-70)	Type mâle (53-70)	Type mâle (53-70)
Femelle (41-22)	Type femelle (41-22)	Type femelle (4-2)
		Type mâle (37-20)
0 (6-8)	Type mâle (2-3)	Type mâle (2-3)
	Type femelle (4-5)	Type femelle (0-1)
		Type mâle (6-7)

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de cas observés (N. pelagica-P. cultrifera).

0, absence de produits génitaux.

Type mâle : Cirres parapodiaux des 7 premiers segments renflés, cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure crénelés ; papilles pygidiales.

Type femelle : cirres parapodiaux des 5 (N. pelagica) ou 7 (P. cultrifera) premiers segments renflés, cirres parapodiaux de la région postérieure lisses. pas de papilles pygidiales.

- Différenciation de produits génitaux

Elle concerne le plus grand nombre d'individus expérimentés (92 % des P. cultrifera, 94 % des N. pelagica) ; la sex-ratio obtenue est la suivante : 70 % de mâles, 22 % de femelles pour P. cultrifera, 53 % de mâles, 41 % de femelles pour N. pelagica. Les individus mâles présentent de nombreux spermatozoïdes. Le coelome des femelles contient de petits ovocytes de diamètre nettement inférieur (10-30 μ) à celui d'ovocytes d'individus matures (200-240 μ), leur nombre est souvent très faible (3 à 4 ovocytes en moyenne par coupe longitudinale intéressant 4 segments).

Les caractères sexuels somatiques des cirres parapodiaux se différencient normalement et conformément au sexe de l'individu. Par contre, la rosette pygidiale, attribut normal du mâle, se développe non seulement chez les individus ayant différencié des produits génitaux mâles, mais également chez la plupart (90 %) de ceux ayant différencié des ovocytes.

- Absence de différenciation de produits génitaux

Elle intéresse 8 % des P. cultrifera et 6 % des N. pelagica. Les individus non différenciés sexuellement au terme de l'hétéronéridation développent quand même des renflements, des crénelures et des papilles pygidiales. En ce qui concerne les cirres parapodiaux, un tiers des Heteronereis (soit $3/8$ P. cultrifera et $2/6$ N. pelagica) différencient des caractères sexuels de type mâle, les deux tiers restant (soit $5/8$ P. cultrifera et $4/6$ N. pelagica) présentent des caractères sexuels de type femelle. Par contre, presque toutes les Heteronereis ont des papilles pygidiales ($7/8$ P. cultrifera, $6/6$ N. pelagica).

3 - Discussion

Nos résultats montrent que les caractères sexuels des cirres parapodiaux et du pygidium de N. pelagica et P. cultrifera peuvent se réaliser à n'importe quel moment de la vie de l'animal, et quel que soit l'état génital de celui-ci ou l'évolution des produits génitaux au cours de l'épitoquie expérimentale, pourvu que l'inhibition cérébrale soit levée. Il en est d'ailleurs de même de tous les caractères liés à l'épitoquie (soies hétéronéridiennes, lamelles parapodiales).

La nature des caractères sexuels des cirres parapodiaux est toujours conforme au sexe de l'animal, tout au moins lorsque celui-ci apparaît. Quand les produits génitaux ne se différencient pas (8 % des P. cultrifera et 6 % des

N. pelagica indifférenciées sexuellement au moment de la décérébration) on obtient aussi des individus à caractères sexuels mâles (pour un tiers des cas) et d'autres à caractères sexuels femelles (les deux tiers restant). Toutefois, le nombre de ces Nereis n'ayant pas différencié de produits génitaux après décérébration est trop faible pour comparer le rapport individus à caractères mâles (2-3) à la sex-ratio enregistrée chez les individus à caractères femelles (4-5) Nereis indifférenciées sexuellement lors de la décérébration mais ayant subi une différenciation sexuelle au cours de l'épitoque expérimentale.

La rosette pygidiale, qui. normalement. représente un caractère somatique de type mâle, apparaît chez tous les individus mâles, mais aussi chez la quasi totalité des Heteronereis sexuellement indifférenciées et chez des femelles à condition que celles-ci soient très jeunes (ovocytes 20 μ -40 μ de diamètre).

B - INFLUENCE DU JEUNE SUR LA DIFFERENCIATION DES RENFLEMENTS ET DES CRENEILURES

1 - Techniques

Les expériences ont été réalisées sur des N. pelagica et P. cultrifera de différents âges (différenciées sexuellement ou non). Les Nereis ont été maintenues pendant une période de 10 mois au maximum à la température de 12-15° C dans de l'eau de mer filtrée et renouvelée régulièrement. Au terme de cette période, les Nereis non devenues épitoques naturellement sont décérébrées.

2 - Résultats (Tableau 22)

Les N. pelagica résistent beaucoup mieux au jeûne que P. cultrifera dont la mortalité est devenue élevée 3-4 mois après le début de l'expérience.

Un jeûne prolongé se traduit chez les deux espèces par l'apparition dans le coelome de nombreuses masses sombres visibles par transparence et résultant probablement d'une dégénérescence tissulaire ; d'autre part, le corps des Nereis ayant jeûné présente une consistance plus flasque que celle des Nereis nourries. Cependant, tous les survivants (96/160 N. pelagica ; 27/75 P. cultrifera) sont capables de devenir épitoques soit naturellement, soit après décérébration ; toutefois, la quantité de produits génitaux est toujours

TABIEAU 22

Différenciation des caractères sexuels somatiques chez des
N. pelagica et P. cultrifera soumises à un jeûne prolongé.

Etat génital au début de l'expérience	Caractères sexuels	
	Cirres parapodiaux	Pygidium
Mâle = spermatoocytes (28-8)	Type mâle (28-8)	Type mâle (28-8)
Femelle	= ovocytes $\leq 40 \mu$ (14-6)	Type femelle (14-6)
	= ovocytes $> 40 \mu$ (22-4)	Type femelle (22-4)
Indifférencié	Type mâle (18-6)	Type mâle (18-6)
	Type femelle (14-3)	Type femelle (2-0)
		Type mâle (12-3)

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de cas.

Type mâle : Cirres parapodiaux des 7 premiers segments renflés, cirres parapodiaux dorsaux de la région postérieure crénelés ; papilles pygidiales.

Type femelle : Cirres parapodiaux des 5 (N. pelagica) ou 7 (P. cultrifera) premiers segments renflés, cirres parapodiaux de la région postérieure lisses ; pas de papilles pygidiales.

plus faible chez les Heteronereis issues d'individus ayant jeûné que chez celles ayant été alimentées normalement.

Aucune inversion sexuelle n'a été observée chez les Nereis au sexe initialement différencié ; d'autre part, la sex-ratio des Nereis sexuellement indifférenciées au moment de la décérébration et différenciant des produits génitaux au cours de l'hétéronéréidation est sensiblement la même que chez les Nereis nourries (environ 56 % de mâles chez N. pelagica et 67 % de mâles chez P. cultrifera).

Dans tous les cas, les caractères sexuels des cirres parapodiaux et du pygidium sont apparus ; ils sont toujours conformes au type de produits génitaux différenciés par l'individu, néanmoins des papilles (caractère mâle) peuvent se développer sur le pygidium des jeunes femelles (diamètre ovocytaire inférieur à 50 μ).

3 - Discussion

La résistance au jeûne des Nereis paraît exceptionnelle. Toutefois, il faut tenir compte du fait que comme un grand nombre d'organismes aquatiques (STEPHENS, 1968) les Annélides Polychètes peuvent prélever directement à travers leur tégument certaines substances organiques en dissolution dans l'eau de mer (STEPHENS, 1963, 1964 ; REISH et STEPHENS, 1969 ; CHAPMAN et TAYLOR, 1968 ; BOILLY, 1968c). D'autre part, les algues microscopiques et les microorganismes se développant dans l'eau d'élevage pourraient aussi contribuer dans une certaine mesure à la subsistance des Nereis soumises au jeûne. Dans ces conditions, les Nereis ne seraient donc astreintes qu'à un jeûne relatif. Quoi qu'il en soit la différenciation sexuelle et la maturation d'une certaine quantité de produits génitaux est possible. D'autre part, le jeûne n'influence pas la différenciation des caractères sexuels des cirres parapodiaux et du pygidium qui sont toujours conformes au sexe de l'individu.

C - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE SUR LA DIFFERENCIATION DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES

1 - Techniques

Des N. pelagica et des P. cultrifera différenciées sexuellement ou non sont placées à des températures variées (8°-10° C, 12° C, 15° C, 20° C, 25° C) pendant une durée allant jusqu'à 10 mois. L'épitoque est provoquée par décérébration lorsqu'elle n'apparaît pas spontanément.

2 - Résultats

Chez les Nereis (25 N. pelagica, 15 P. cultrifera) élevées à basse température (8-10° C) l'épitoque est provoquée systématiquement par une décérébration pratiquée 15 jours à un mois après le début de l'expérience. L'hétéronéridation est toujours très lente et s'étale sur deux mois environ.

Parmi les Nereis (56 N. pelagica, 17 P. cultrifera) maintenues à 12° ou 15° C, un certain nombre d'entre elles, sexuellement différenciées ou non au début de l'expérience, sont devenues épitoques naturellement 8 à 10 mois après le début de l'expérience.

Toutes les Nereis (30 N. pelagica, 10 P. cultrifera), sexuellement différenciées ou non, élevées à la température de 20° C, sont devenues épitoques spontanément au bout de 1 à 4 mois selon l'âge de l'individu, les plus âgés se transformant plus rapidement que les jeunes. Les très jeunes Nereis ont d'ailleurs toutes différencié précocement des produits génitaux.

Dans tous ces cas, les caractères sexuels des cirres parapodiaux se différencient normalement et sont conformes au sexe de l'individu. Néanmoins si les papilles pygidiales se développent normalement chez les mâles, elles peuvent aussi apparaître chez les femelles jeunes (ovocytes 20-40 μ).

Par contre, les Nereis (20 N. pelagica, 10 P. cultrifera) n'ont pas supporté une température de 25° C et sont toutes mortes dès la première semaine de l'expérience.

3 - Discussion

Dans les conditions de nos expériences la température, lorsqu'elle n'est pas létale, n'empêche ni ne modifie la différenciation des caractères sexuels des cirres parapodiaux et du pygidium ceci même si les processus de l'hétéronéridation sont ralentis (à basse température) ou accélérés (à température élevée) ; cependant, la plupart des femelles jeunes différencient des papilles pygidiales contrairement au cas normal. Par ailleurs, les températures basses (8-10° C), même lorsqu'elles provoquent dans certains cas (CHOQUET, 1962) la dégénérescence de la plupart des ovocytes, n'altèrent pas la différenciation des caractères sexuels somatiques qui, dans tous les cas, apparaissent toujours typiques du sexe de l'individu.

III - DISCUSSION GENERALE

Les caractères sexuels somatiques des Néréidiens se différencient au cours de l'hétéronéréidation, c'est-à-dire à une période correspondant au terme de la vie de l'animal. Ils apparaissent à la fois sur certains cirres parapodiaux (sous la forme de renflement et de crénelures chez les mâles et de renflement seulement chez les femelles), et sur le pygidium (sous la forme de papilles pygidiales chez les mâles uniquement).

L'étude expérimentale des modalités de la différenciation de ces structures montre qu'elles peuvent se différencier à n'importe quel moment de la vie de l'animal et quelles que soient les conditions d'élevage (température, nourriture) pourvu que les processus de l'hétéronéréidation soient déclenchés par levée de l'inhibition cérébrale.

Dans ces conditions, les caractères sexuels édifiés au niveau des cirres parapodiaux sont toujours conformes au sexe de l'individu. Les crénelures n'apparaissent que sur les cirres parapodiaux dorsaux de la région transformée des mâles. Les renflements ne se différencient que sur les cirres parapodiaux des premiers segments de la zone non transformée des mâles et des femelles, le nombre de segments transformés étant toujours spécifique du sexe (7 chez les mâles de N. pelagica et P. cultrifera, 5 chez les femelles de N. pelagica et 7 chez les P. cultrifera femelles). Par contre, les papilles pygidiales, qui représentent dans la vie normale un caractère mâle typique puisque ces formations assurent l'émission du sperme, peuvent dans certains cas apparaître sur le pygidium de femelles à condition qu'il s'agisse d'individus très jeunes, sexuellement indifférenciés, ou possédant des ovocytes dont la taille ne dépasse pas 40 μ environ au moment du déclenchement de l'hétéronéréidation. Il semble donc que les papilles pygidiales puissent aussi se différencier chez les femelles mais uniquement à partir de tissus jeunes. Les papilles pygidiales doivent être, en conséquence, considérées comme un caractère sexuel relativement peu spécifique puisque susceptible d'apparaître chez les deux sexes.

IV - CONCLUSION

Chez N. pelagica et P. cultrifera, les caractères sexuels somatiques se différencient dès que l'inhibition cérébrale est levée. Ils peuvent apparaître à tout moment de la vie de la Nereis pourvu que les processus de l'hétéronéréidation soient déclenchés ; ni le jeune, ni les températures

supranormales ou basses n'empêchent leur apparition.

Dans tous les cas, les caractères sexuels des cirres parapodiaux (renflement et crénelures) sont conformes au sexe de l'individu. Par contre, les papilles pygidiales, caractère des Heteronereis naturelles mâles, peuvent apparaître chez des femelles quand celles-ci sont engagées dans un processus d'hétéronéréidation au moment où elles sont encore sexuellement indifférenciées ou commencent leur maturation sexuelle (jusqu'à un diamètre ovocytaire de 30-40 μ environ).

CHAPITRE IX

CONTROLE DE LA DETERMINATION ET DE LA DIFFERENCIATION DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES.

Nous avons montré dans le précédent chapitre que les caractères sexuels somatiques de N. pelagica et P. cultrifera peuvent apparaître sur des Nereis d'âge varié sexuellement différenciées ou non ; ni la température d'élevage (lorsqu'elle n'est pas létale), ni le jeûne d'ailleurs n'empêchent la différenciation des crénelures des renflements et des papilles pygidiales. Dans tous les cas, les caractères sexuels des cirres parapodiaux (crénelures, renflement) sont conformes au sexe de l'individu. Par contre, les papilles pygidiales, qui normalement constituent un caractère mâle, peuvent, dans certaines conditions, se différencier sur des femelles, en particulier lorsque les Nereis expérimentées sont jeunes (indifférenciées sexuellement ou possédant des ovocytes dont la taille n'excède pas 40 μ de diamètre au début de l'expérience).

Il importe maintenant de rechercher quel (s) est (sont) le (s) facteur (s) responsable (s) de la différenciation des caractères sexuels somatiques des cirres parapodiaux et du pygidium, et déterminant leur nature (mâle ou femelle). Nous envisagerons donc dans ce chapitre l'influence éventuelle sur ces processus, du cerveau, des produits génitaux, du contenu coelomique et de l'ensemble d'un individu (par la technique des greffes).

I - MATERIEL ET TECHNIQUES

Les expériences ont été menées sur N. pelagica et P. cultrifera dont l'épitoque a été provoquée dans certains cas par décérébration. L'âge des Nereis expérimentées est apprécié par examen d'une ponction coelomique. L'élevage est conduit comme précédemment à la température de 12-15° C. Le détail des techniques opératoires sera rapporté au cours de l'exposé.

II - RESULTATS

A - ROLE DU CERVEAU DANS LE DETERMINISME DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES

1 - Techniques

Elles ont déjà été exposées dans le chapitre précédent (p. 114). L'influence éventuelle du cerveau dans le déterminisme des caractères sexuels somatiques a été recherchée par ablation de cet organe à différents moments de la vie de l'individu correspondant, soit à la phase d'indifférenciation sexuelle, soit à celle de la maturation sexuelle.

2 - Résultats (Tableaux 20 et 21 p. 115 et 116)

Dans tous les cas, les Nereis décérébrées différencient complètement leurs caractères sexuels somatiques. La nature des caractères sexuels de cirres parapodiaux est toujours conforme à celle du sexe correspondant, tout au moins quand celui-ci se manifeste par la différenciation de produits génitaux. Les papilles pygidiales apparaissent par contre à la fois chez les mâles, les jeunes femelles (dont le diamètre ovocytaire ne dépasse pas 40 μ) et les individus sexuellement indifférenciés.

3 - Discussion

L'ablation du cerveau n'empêche donc jamais l'apparition des caractères sexuels somatiques quel que soit l'époque de la vie de l'animal à laquelle elle est pratiquée. L'élimination de cet organe, chez les animaux immatures, est même indispensable à la différenciation des caractères sexuels en provoquant l'hétéronéridation de l'individu. Il est intéressant de remarquer que l'élimination brutale de l'hormone inhibitrice cérébrale par le processus de la décérébration ne perturbe pas la différenciation des caractères sexuels somatiques alors que dans les conditions naturelles le taux de l'hormone cérébrale diminue progressivement au cours de la vie de la Nereis et ceci plus particulièrement chez les femelles (HAUENSCHILD, 1966 ; PORCHET, 1969 ; DURCHON et PORCHET, 1970). La décérébration, en réalisant une situation hormonale (abaissement rapide du taux de l'hormone) beaucoup plus proche de celle concernant les mâles dans les conditions naturelles que celle de^{de} celle des femelles, n'altère pas la réalisation des caractères sexuels au niveau des cirres

parapodiaux qui restent toujours conformes au sexe de l'individu. Par contre, elle provoque l'apparition de papilles pygidiales non seulement chez les mâles mais aussi chez pratiquement toutes les jeunes Nereis sexuellement indifférenciées et évoluant dans le sens femelle ou non (au moins lorsque la maturation sexuelle femelle est incomplète).

B - ROLE DES PRODUITS GENITAUX DANS LA DETERMINATION DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES : EXPERIENCES DE CASTRATION

1 - Techniques

Le rôle des produits génitaux dans la détermination des caractères sexuels somatiques a été recherché par castration avant le déclenchement de l'hétéronéréidation. Comme les produits génitaux sont, chez les Nereis, dispersés dans le coelome d'un grand nombre de segments (50 au minimum) nous avons procédé à leur élimination par destruction in situ à l'aide d'une irradiation X.

Le matériel utilisé est représenté par des femelles et des mâles de N. pelagica et P. cultrifera immatures (ovocytes de diamètre inférieur ou égal à 60 μ pour les femelles, spermatoocytes mûrifformes pour les mâles) et des individus sexuellement indifférenciés.

Les irradiations ont été réalisées à l'aide d'un générateur de rayons X Transfoleix 90x20 Massiot Philips dans les conditions suivantes : tension : 85 KV ; intensité : 1,5 mA ; distance fenêtre sujet : 5 cm ; faisceau non filtré ; débit moyen : 170 r/mn.

Les Nereis à irradier, préalablement anesthésiées, sont placées sur du papier filtre imbibé de la solution anesthésique et reposant sur une plaque de plastique. Elles sont ensuite disposées sous le tube radiogène à l'intérieur d'un cercle de 3-4 cm de diamètre centré sur l'axe du faisceau dans lequel l'intensité du rayonnement est pratiquement uniforme.

L'irradiation est pratiquée sur tout le corps des Nereis à l'exception de la tête, protégée par une plaque de plomb. Au cours de l'irradiation, la position des animaux est régulièrement vérifiée et le liquide anesthésique renouvelé.

La dose de rayons X est délivrée en une seule (10.000 à 20.000 r) ou plusieurs séances ; elle varie, selon l'état génital au moment de l'irradiation et le laps de temps séparant cette dernière de la décérébration, entre

10.000 et 50.000 roentgens pour P. cultrifera, 10.000 et 75.000 roentgens pour N. pelagica.

Les effets de l'irradiation sur les produits génitaux sont appréciés en prélevant périodiquement une petite quantité de contenu coelomique par ponction. Au cas où des produits génitaux apparemment sains ont encore été décelés 1 à 3 semaines après la dernière exposition aux rayons X, l'irradiation a été renouvelée.

Les témoins sont représentés par :

- des Nereis entièrement protégées par une plaque de plomb pendant toute la durée de l'irradiation,
- des Nereis recevant une injection de produits génitaux de même sexe après l'irradiation.

D'autre part, l'intégrité somatique des individus irradiés a été appréciée en les soumettant, après irradiation, à un processus de régénération, soit par amputation caudale de 10 à 20 segments, soit par amputation des cirres parapodiaux de quelques segments.

Dans tous les cas, les Nereis ont été décérébrées 48 h à 1 mois après l'irradiation.

2 - Résultats

Nous examinerons successivement les effets des rayons X sur les animaux (mortalité, castration, pouvoir régénérateur), leur comportement après la décérébration notamment en ce qui concerne l'épitoque et la différenciation des caractères sexuels somatiques, et enfin le comportement des témoins.

a) Effets des rayons X sur les Nereis

- Mortalité

Elle est souvent importante et d'ailleurs plus élevée chez N. pelagica que chez P. cultrifera. Elle se manifeste surtout chez ces deux espèces après décérébration et pour des doses dépassant 35.000 à 40.000 r où les pertes atteignent de 60 à 80 %.

- Castration

L'examen d'une petite quantité de contenu coelomique prélevé régulièrement (toutes les semaines environ) après chaque séance d'irradiation et l'étude histologique des Nereis irradiées ont montré que, dans les conditions de nos expériences, la dose minimale de rayons X nécessaire à la castration des N. pelagica et des P. cultrifera est de 30 à 35.000 r quelles que soient les modalités de l'irradiation (unique ou fractionné). Dans certains cas, en particulier pour les femelles, la dose nécessaire pour détruire les ovocytes peut atteindre 75.000 r.

Histologiquement les Nereis incomplètement castrées présentent un mélange de produits génitaux d'aspect sain et d'autres dans un état de destruction plus ou moins avancé se caractérisant chez les mâles par la désorganisation des amas de spermatocytes et chez les femelles par l'apparition dans les ovocytes d'une zone corticale altérée se colorant par le bleu d'aniline et se propageant de plus en plus vers le noyau. Certains éléments sont encapsulés par des linocytes.

Par contre, le milieu coelomique des individus castrés apparaît pratiquement exempt de tout élément figuré (Pl. XXXVIII, ^{fig. a}), il contient néanmoins de place en place quelques grosses masses sombres comportant de nombreux noyaux et représentent probablement des corps d'involution (Pl. XXXVIII, fig. b).

- Pouvoir régénérateur

Les Nereis irradiées à la dose nécessaire pour obtenir la castration (supérieure ou égale à 30.000 r) n'ont régénéré qu'une ébauche de pygidium dépourvu de cirres anaux mais jamais de segments sétigères.

D'autre part, dans ces mêmes conditions, nous n'avons jamais observé la régénération des cirres parapodiaux amputés.

b) Comportement des Nereis après décérébration

- Epitoque

Après une irradiation de 10.000 r, la plupart des Nereis décérébrées (85 %) sont devenues épitoques dans pratiquement les mêmes délais que les témoins (1 mois et demi environ).

Lorsque l'irradiation dépasse 20.000 r, les Nereis meurent avant d'atteindre le stade final de l'hétéronéridation correspondant au "stade 4"

de la terminologie de DURCHON (1952), c'est-à-dire à la différenciation complète de lamelles parapodiales et de soies hétéronéréidiennes. Elles édifient néanmoins des lamelles parapodiales, plus petites cependant que chez les témoins, mais jamais de soies hétéronéréidiennes même lorsque les soies néréidiennes sont tombées. Le temps nécessaire à la différenciation de ces formations est d'ailleurs beaucoup plus long (3 à 4 semaines) que chez les témoins (2 semaines). D'autre part, elles n'évoluent jamais au-delà de ce stade même si elles survivent jusqu'à deux mois et demi après la décérébration.

Sur le plan histologique, la musculature apparaît peu ou pas transformée dans le sens hétéronéréidien, et quelquefois partiellement détruite, notamment au niveau des parapodes. L'épiderme présente, de place en place, des plages claires.

- Différenciation des caractères sexuels somatiques

Les caractères sexuels somatiques se développent normalement sur les cirres parapodiaux et le pygidium et conformément au sexe de l'individu si l'irradiation est inférieure à 20.000 r.

Pour des doses supérieures à 15.000 r, et même si la castration n'est pas totale, seuls les caractères sexuels des cirres parapodiaux des 4-5 premiers segments se différencient à la fois chez les mâles et les femelles ; les renflements produits dans ces conditions sont cependant plus réduits que chez les témoins. Par contre, les crénelures des cirres parapodiaux dorsaux et les papilles pygidiales n'apparaissent jamais.

c) Comportement des témoins

Les Nereis placées sous un écran de plomb pendant toute la durée de l'irradiation se comportent après décérébration comme les individus normaux. Elles deviennent toutes épitoques dans les délais habituels (30-45 jours environ après la décérébration) et différencient tous les caractères sexuels.

Après injection intracoelomique de produits génitaux du même sexe, les Nereis castrées se comportent, après décérébration, de la même manière que les individus simplement irradiés. Elles n'apparaissent pas plus aptes que ces derniers à différencier les caractères sexuels des cirres parapodiaux. Dans quelques rares cas seulement (3/17) des papilles pygidiales sont néanmoins apparues chez des mâles irradiés à 40.000 r et ayant reçu une injection de spermatoocytes.

3 - Discussion

L'irradiation X de N. pelagica et P. cultrifera à différentes doses montre que, dans les conditions de nos expériences, la dose minimale nécessaire pour castrer les individus mâles est de 30.000 à 35.000 r ; pour les femelles elle est toujours supérieure (40.000 r).

A ces doses, les rayons X perturbent considérablement le déroulement de l'hétéronéridation. En particulier, l'épitoque n'est jamais atteinte bien que certaines structures (lamelles parapodiales) puissent être différenciées. D'autre part, les caractères sexuels somatiques n'apparaissent pas pour la plupart (crénelures, papilles pygidiales) ; seuls les renflements des cirres parapodiaux de 4-5 premiers segments (cirres parapodiaux des 7 premiers segments sont normalement renflés chez les P. cultrifera mâles et femelles et chez les N. pelagica mâles) sont édifiés mais sont néanmoins toujours de taille inférieure à celle observée chez les témoins tout comme d'ailleurs les lamelles parapodiales.

L'absence de différenciation ou le caractère particulier de la différenciation des caractères sexuels somatiques peuvent être interprétés de deux façons différentes : ou bien les propriétés morphogénétiques des tissus impliqués dans ces différenciations sont altérées par l'irradiation X, ou bien ce comportement est la conséquence de la castration. Nous considérerons chacune de ces hypothèses.

a) Hypothèse de l'altération des propriétés morphogénétiques des tissus impliqués dans la différenciation des caractères sexuels somatiques

On sait que les rayons X peuvent altérer le déroulement de certains événements morphogénétiques en détruisant préférentiellement le mésoderme (BOILLY, 1968 d, 1969 a et b) ou en intervenant dans certaines conditions sur le système nerveux (GERSCH et WOHLRABE, 1965 ; HUET, 1967). Or, dans le cas de caractères sexuels somatiques, nous savons (1ère partie) que la différenciation des crénelures, des renflements et des papilles pygidiales ne fait pas intervenir le mésoderme mais uniquement l'épiderme et que dans un cas au moins (papilles pygidiales) le système nerveux n'est pas concerné (BOILLY-MARER, inédit). D'autre part, il semble que les propriétés morphogénétiques de l'épiderme ne soient pas totalement abolies par l'irradiation car la régénération d'une ébauche de pygidium d'une part et la différenciation de lamelles

parapodiales et de renflement sur les cirres parapodiaux de la région antérieure d'autre part restent **possibles bien** ^{que} limitées; néanmoins, il convient de remarquer que nous n'avons jamais obtenu la régénération de cirres parapodiaux après irradiation.

Le fait que les crénelures et les papilles pygidiales ne se différencient pas alors que les renflements de la région antérieure apparaissent, pose cependant un problème épineux. En effet, si l'on tient compte du nombre de segments antérieurs dont les cirres parapodiaux différencient des renflements (4-5 premiers segments chez les mâles et les femelles castrées des deux espèces, alors que normalement les 7 premiers segments chez les P. cultrifera mâles et femelles et les N. pelagica mâles sont concernés par ce processus), on doit admettre que les caractères sexuels apparaissant dans cette région du corps ne s'expriment pas après la castration. **En effet**, ce sont toujours les 4-5 premiers segments qui développent des renflements sur leurs cirres parapodiaux. Il faut remarquer toutefois que l'édification des renflements se réalise dans le temps suivant un gradient antéro-postérieur; après irradiation, nous avons toujours constaté que la différenciation des structures liées à l'épitoque (sexuelles ou non) est bloquée à une période de l'hétéronéréidation correspondant au stade 2, époque à laquelle seuls les caractères sexuels somatiques les plus antérieurs (renflements) sont nettement différenciés. Dans cette hypothèse, l'absence de différenciation des renflements les plus postérieurs, et à fortiori des crénelures et des papilles pygidiales, s'expliquerait par un blocage général précoce des processus de différenciation et non par l'absence de produits génitaux; en conséquence, seules les structures les plus antérieures (renflement) auraient le temps de se différencier.

b) Hypothèse de l'influence de la castration

Dans cette conception, certains caractères sexuels, notamment ceux caractérisant le mâle (crénelures et papilles pygidiales), ne pourraient s'exprimer en l'absence de produits génitaux mâles. Cette hypothèse nécessite une vérification expérimentale qui sera abordée dans les paragraphes suivants.

TABIEAU 23

Caractères sexuels développés par des N. pelagica et P. cultrifera différenciées sexuellement ayant subi une injection de produits génitaux du sexe opposé. L'épitoque a été soit naturelle, soit expérimentale (décérébration).

Type de produits génitaux injectés	Receveur	Type de produits sexuels contenus dans le coelome des <u>Nereis</u> traitées épitoques	Cirres parapodiaux	Caractères sexuels Pygidium
<hr/>				
1) <u>Femelle</u>				
ovocytes 30-40 μ (7-11)				Type mâle (31-46)
ovocytes 50-60 μ (9-15)				
ovocytes 80-100 μ (8-13)	Mâle (35-51)	Spermatozoïdes + ovocytes (35-51)	Type mâle (35-51)	Type femelle (4-5)
ovocytes 200 μ (11-12)				
<hr/>				
2) <u>Mâle</u>				
spermatocytes (34-24)	Femelle (34-24)	Ovocytes + spermatozoïdes (34-24)	Type femelle (34-24)	Type mâle (32-21) Type femelle (2-3)

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de cas observés. (N. pelagica - P. cultrifera).

C - ROLE DU CONTENU COELOMIQUE DANS LA DETERMINATION DES CARACTERES
SEXUELS SOMATIQUES : EXPERIENCES D'INJECTION DE PRODUITS GENITAUX

1 - Techniques

Le contenu coelomique de Nereis sexuellement différenciées est injecté à l'aide d'une pipette dans le coelome d'individus sexuellement différenciés ou non, ayant subi préalablement ou non une castration par irradiation X.

Dans tous les cas où le sexe du receveur est apparent, nous avons injecté dans le coelome de ce dernier le contenu coelomique de Nereis de sexe opposé.

Les produits génitaux à injecter sont prélevés à différents stades de leur évolution (ovocytes de 30-40 μ , 50-60 μ , 80-100 μ , 200 μ pour les femelles ; spermatoocytes pour les mâles) ; ils sont évidemment toujours accompagnés des éléments coelomiques libres. La quantité de produits injectés (0,15 à 0,3 ml pour les indifférenciés, 0,5 ml environ pour les individus différenciés sexuellement) est telle que les Nereis traitées sont gonflées au maximum après l'injection.

L'épitoque est provoquée par décérébration 1 à 2 mois en moyenne après l'injection.

2 - Résultats

Nous exposerons successivement les observations effectuées sur les Nereis sexuellement différenciées, les Nereis sexuellement indifférenciées, les Nereis castrées.

a) Evolution des Nereis sexuellement différenciées
(Tableau 23)

Cette étude a été effectuée sur 75 P. cultrifera (51 mâles et 24 femelles) et 69 N. pelagica (35 mâles et 34 femelles) ayant survécu aux différents traitements.

Un certain nombre de Nereis (60 P. cultrifera et 46 N. pelagica) ont été décérébrées environ un mois après l'injection de produits génitaux et sont devenues épitoques environ 30-45 jours après la décérébration. Les autres Nereis 15 (9 mâles, 6 femelles) P. cultrifera et 23 (13 mâles, 10 femelles) N. pelagica se sont transformées spontanément en Heteronereis dans un délai

TABLEAU 24

Caractères sexuels développés par des Nereis initialement indifférenciées ayant subi une injection de produits génitaux, puis une décérébration.

Type de produits génitaux injectés	Type de produits sexuels contenus dans le coelome des <u>Nereis</u> traitées épitoques	Type des caractères sexuels Cirres parapodiaux	Pygidium
1) <u>Femelle</u>			
ovocytes 30-40 μ (6-8)	Ovocytes seuls (7-10)	Type femelle (7-10)	Type femelle (2-2)
ovocytes 50-60 μ (13-9)			Type mâle (5-8)
ovocytes 80-100 μ (7-10)	Ovocytes + spermatozoïdes (23-24)	Type mâle (23-24)	Type mâle (23-24)
ovocytes 200 μ (4-7)			
2) <u>Mâle</u>			
Spermatocytes (22-32)	spermatozoïdes seuls (12-20)	Type mâle (12-20)	Type mâle (12-20)
	ovocytes + spermatozoïdes (10-12)	Type femelle (10-12)	Type femelle (1-2)
			Type mâle (9-10)

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de cas observés (N. pelagica, P. cultrifera).

de 3-4 mois après l'injection des produits génitaux. Dans tous les cas, les Heteronereis ont développé au niveau des cirres parapodiaux les caractères sexuels secondaires conformes à leur sexe d'origine.

Par contre, en ce qui concerne le pygidium, presque toutes les femelles (32/34 N. pelagica, 21/24 P. cultrifera) ont développé des papilles pygidiales comme les mâles.

b) Evolution des Nereis sexuellement indifférenciées

L'épitoque survient environ deux mois après la décérébration. Les résultats relatifs au type de caractères sexuels secondaires développés par les individus ayant reçu une injection de produits génitaux mâles ou femelles sont groupés dans le tableau 24. On constate que le type de caractère sexuel secondaire (mâle ou femelle) présenté par les cirres parapodiaux des individus traités est indépendant de la nature (mâle ou femelle) des cellules injectées, mais qu'il correspond toujours au type des cellules sexuelles différenciées après décérébration (tableau 24). Les individus ayant reçu une injection de produits génitaux femelles présentent dans 77 % (P. cultrifera) et 71 % (N. pelagica) des cas des cirres dorsaux crénelés (donc de type mâle) et dans 23 % (P. cultrifera) et 29 % (N. pelagica) des cas des cirres dorsaux lisses (type femelle) ; après injection de produits génitaux mâles les proportions sont respectivement de 62 % (P. cultrifera) et 54 % (N. pelagica) et de 38 % (P. cultrifera) et 46 % (N. pelagica).

Par contre, des papilles pygidiales se différencient non seulement chez tous les receveurs mâles ayant subi une injection du contenu coelomique provenant d'une femelle ou d'un mâle mais aussi chez une partie (80 à 90 % des cas) des receveurs femelles ayant subi le même traitement (tableau 24).

c) Evolution des Nereis castrées

Après injection de produits génitaux de sexe opposé dans le coelome de Nereis castrées et décérébrées, les receveurs se comportent de la même manière que les individus castrés et non injectés, ou que ceux ayant été à la fois castrés et injectés avec des produits génitaux de même sexe. En particulier, les crénelures et les papilles pygidiales n'apparaissent jamais.

3 - Discussion

Il apparaît à la suite de ces expériences que la différenciation des caractères sexuels secondaires des cirres parapodiaux est, dans les conditions de nos expériences, nullement influencée par la présence de cellules génitales (ovocytes, spermatoocytes) et de cellules coelomiques provenant d'un individu de sexe opposé. La différenciation des caractères sexuels secondaires des cirres parapodiaux reste d'ailleurs insensible à ce traitement, même si les produits génitaux injectés sont en quantité nettement supérieure à celle des gonocytes des receveurs et ceci quel que soit l'état sexuel de ces derniers ou le stade évolutif des produits génitaux injectés. De même, on remarque que l'injection, dans le coelome d'un individu de sexe donné, de produits génitaux de sexe opposé n'affecte pas la différenciation sexuelle des individus traités ; en effet, la sex-ratio de ces derniers reste pratiquement semblable à celle des individus non injectés.

L'absence d'influence du contenu coelomique provenant d'une Nereis de sexe opposé sur la différenciation des caractères sexuels des cirres parapodiaux du receveur corrobore d'ailleurs les observations effectuées antérieurement (chapitre VIII) relatives à l'apparition de ces caractères chez des individus sexuellement indifférenciés avant la décérébration. En effet, dans ce cas, les renflements et les crénelures se différencient toujours conformément au sexe de l'individu même si la quantité de produits génitaux différenciés est particulièrement faible et leur évolution incomplète (cas des individus femelles). D'autre part, il faut ajouter que même lorsque l'évolution des ovocytes au cours de l'hétéronéréidation est anormale (cas des ovocytes dont le diamètre est inférieur à 60 μ pour N. pelagica, à 140 μ pour P. cultrifera) (DURCHON, 1952 ; CHOQUET, 1962 ; DHAINAUT et PORCHET, 1967 ; PORCHET, 1969 ; DHAINAUT, 1970) la différenciation des caractères sexuels des cirres parapodiaux n'est pas perturbée.

Par contre, les papilles pygidiales apparaissent non seulement chez les individus mâles mais aussi chez la plupart des femelles sexuellement indifférenciées ou non avant l'injection.

D - INFLUENCE DE L'INDIVIDU SUR LA DIFFERENCIATION DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES ; EXPERIENCES DE GREFFES

Nous venons de constater que le cerveau et les éléments du contenu coelomique n'interviennent vraisemblablement pas dans le déterminisme des

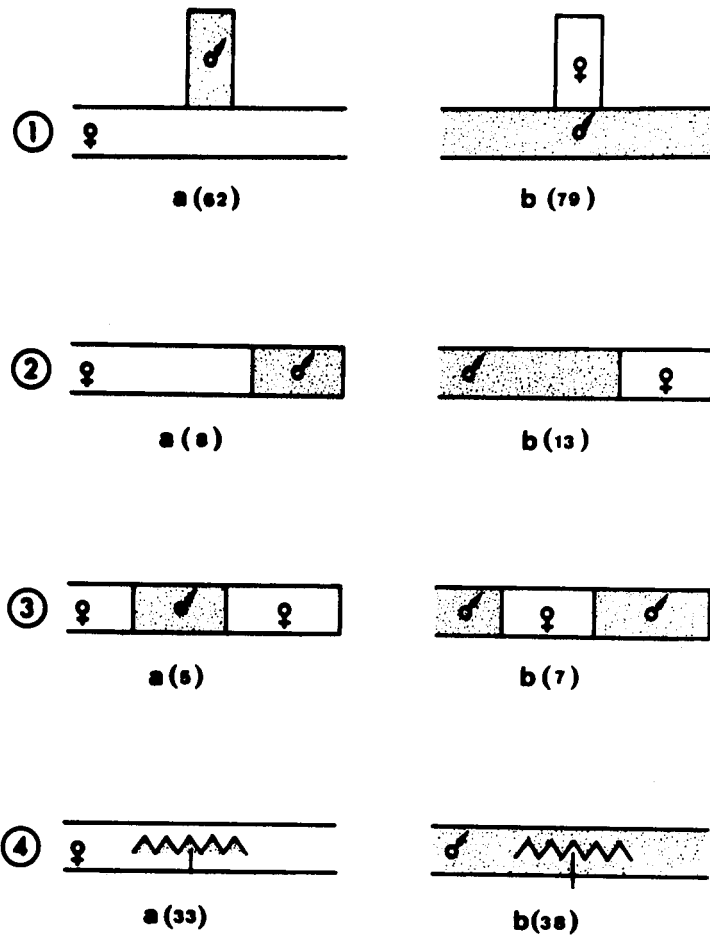


Figure 15

Homogreffes hétérosexuées chez N. pelagica.

- 1 - Greffe latérale de tronçon de corps.
- 2 - Greffe caudale de tronçon de corps.
- 3 - Greffe intercalaire de tronçon de corps.
- 4 - Greffe de zone parapodiale.

Entre parenthèses nombre de greffes observées.

a, greffon mâle, porte-grefte femelle ; b, greffon femelle, porte-grefte mâle.



caractères sexuels des cirres parapodiaux. Il importe donc maintenant de savoir si ce processus échappe aussi à tout autre contrôle phénotypique. Afin de répondre à cet impératif, nous avons procédé à des homogreffes de fragments de Nereis sexuellement différenciées ou non sur des receveurs de sexe opposé ou sexuellement indifférenciés.

1 - Techniques

Toutes les expériences de greffes ont été pratiquées chez N. pelagica. Les greffons, de taille variable, ont été fixés sur le porte-greffe à l'aide d'agrafes en fil d'argent suivant la technique de DURCHON (1962). Ils sont fixés sur le porte-greffe soit en position dorsale (à mi-distance entre le vaisseau dorsal et les parapodes du porte-greffe), soit en position ventrale (à mi-distance entre la chaîne nerveuse et les parapodes du porte-greffe). Trois types principaux de greffes ont été réalisés.

- a) Grefe de tronçon de corps de 4 à 20 segments de longueur en position latérale (Fig. 15)

Les greffons sont placés sur la face dorsale du porte-greffe, à mi-distance entre ^{1^e} vaisseau dorsal et les parapodes, et orientés perpendiculairement à l'axe antéro-postérieur du porte-greffe.

- b) Grefe de tronçon de corps de 4 segments de longueur en position orthotopie (Fig. 15)

Deux types de greffes ont été réalisées :

- α) Le tronçon est fixé sur le porte-greffe en position caudale
β) Le tronçon est intercalé entre deux segments du porte-greffe.

- c) Grefe de paroi latérale de corps comprenant 2 à 5 parapodes en position dorsale ou ventrale

Les greffons sont prélevés entre la chaîne nerveuse et le vaisseau dorsal sur une longueur allant jusqu'à 5 segments et possèdent ou non le ganglion parapodial, suivant que la section passe à proximité de la chaîne nerveuse ou au ras du cirre ventral. Ils proviennent, soit de la région

antérieure (correspondant à la zone de différenciation des renflements sur les cirres chez les Heteronereis mâles et femelles), soit de la région postérieure (correspondant à la zone de différenciation des crénelures sur les cirres parapodiaux dorsaux des Heteronereis mâles).

Ils sont fixés sur le porte-greffe de sexe opposé, soit dans la même région (antérieure ou postérieure) que celle dont ils proviennent (greffes dans la région orthotope), soit dans l'autre (greffes dans la région hétérotope). La greffe est réalisée, soit en position dorsale (à mi-distance entre le vaisseau dorsal et les parapodes du porte-greffe), soit en position ventrale (à mi-distance entre la chaîne nerveuse et les parapodes du porte-greffe).

Pour chacun des types de greffes, des greffes homosexuées mâles et femelles ont été réalisées à titre de contrôle.

Le comportement des greffons et des porte-greffe a été suivi jusqu'à 8 à 15 mois après la greffe, époque à laquelle certains porte-greffe sont devenus épitoques naturellement ; les individus non transformés sont alors rendus épitoques par décérébration.

Les individus porte-greffe ont été élevés dans de l'eau de mer normale à la température de 12-14° C et nourris régulièrement avec des entéromorphes tout au long de l'expérience.

2 - Résultats

Nous examinerons d'abord les conditions de la jonction porte-greffe - greffon (rapports anatomiques, rejets du greffon) avant de considérer l'évolution des caractères sexuels somatiques du greffon comparativement à celle du porte-greffe.

a) Conditions de la jonction porte-greffe - greffon

α- Rapports anatomiques entre porte-greffe et greffon

L'étude histologique des rapports anatomiques entre porte-greffe et greffon a été réalisée sur des greffes pratiquées avec des cheveux afin de faciliter la confection des coupes.

La cicatrisation et le déclenchement de l'activité mitotique de l'épiderme des zones du porte-greffe et du greffon en contact sont toujours tardives ;

en effet, les mitoses n'apparaissent qu'à partir du 11ème jour après la greffe alors qu'après une amputation simple on peut les déceler dès le 3ème jour. Au cours de cette période, de nombreux coelomocytes s'accumulent à proximité de la jonction ; un certain nombre d'entre eux participent à l'élimination des fibres musculaires lésées par phagocytose. Les fibres musculaires lésées régénèrent et assurent la liaison entre la musculature du porte-greffe et celle du greffon. De même, les vaisseaux sanguins s'anastomosent ; en particulier le vaisseau dorsal du greffon se soude à celui du porte-greffe et réalise une figure en T caractéristique lorsque la greffe est effectuée latéralement sur la face dorsale, et ceci même si le vaisseau dorsal du porte-greffe n'est pas lésé au cours de l'opération. Lorsque le greffon est placé en position orthotope, les différentes structures homologues du porte-greffe et du greffon (tube digestif, vaisseau dorsal et vaisseau ventral, chaîne nerveuse) se soudent entre elles et rétablissent leur continuité. Dans le cas des greffes de paroi latérale en position ventrale, les nerfs parapodiaux du greffon régénèrent en direction des nerfs correspondant du porte-greffe et établissent ainsi une connexion avec le système nerveux de ce dernier. En général, la jonction entre les différents tissus du porte-greffe et du greffon est achevée environ un mois après la greffe.

β - Rejet du greffon

Les greffons sont fréquemment rejetés dans les homogreffes chez Nereis ; le rejet peut concerner jusqu'à 70 % des individus opérés et même 100 % dans le cas de greffes réalisées sur la face ventrale de la région antérieure. L'élimination du greffon peut être précoce ou tardive.

- Rejet précoce du greffon

.....

De 10 à 40 % des greffons meurent et sont éliminés au cours de la première semaine suivant l'opération. Puis une nouvelle phase de rejet se manifeste deux semaines après la greffe, époque à laquelle se déroule l'activité mitotique de l'épiderme. Le greffon se détache alors dans la plupart des cas par nécrose au niveau de jonction porte-greffe - greffon. Le greffon peut vivre jusqu'à une semaine environ après la séparation avec le porte-greffe. Les porte-greffe survivent le plus souvent après rejet du greffon ; la plaie de la zone de greffe se cicatrise cependant dans un délai un peu plus long (4-5 jours) que dans le cas d'une simple blessure.

- Rejet tardif du greffon

Ce type de rejet se manifeste plusieurs mois après la greffe, à une époque où la jonction greffon - porte-greffe est solidement établie depuis un mois au moins. Dans ce cas, nous avons toujours été surpris par la brutalité du phénomène. Des greffons d'aspect sain et apparemment en parfaite condition se sont brusquement nécrosés, puis ont été éliminés. Après rejet, la plaie de la zone de greffe reste béante et dans presque tous les cas, la nécrose apparaît à ce niveau et gagne en peu de temps (1 à 2 jours) tout le corps. Elle n'est d'ailleurs pas enrayée si l'on ampute le tronçon du corps correspondant au niveau de jonction immédiatement après le rejet.

L'élimination tardive et systématique du greffon dans le cas de greffe de paroi latérale sur la face ventrale de la région antérieure s'effectue, semble-t-il, suivant un processus différent. A partir du 2ème mois suivant la greffe, le greffon apparaît très vascularisé et les vaisseaux hypertrophiés jusqu'à un point tel qu'il prend l'aspect d'une poche sanguine ; la rupture des vaisseaux entraîne la mort du greffon qui est rejeté dans un délai maximum de 4 mois après l'opération.

b) Différenciation des caractères sexuels somatiques

Avant d'envisager l'évolution des caractères sexuels somatiques des greffons il convient de décrire le comportement des porte-greffe. Qu'ils soient initialement différenciés sexuellement ou non, les porte-greffe ne semblent pas gênés par la présence du greffon et évoluent normalement après décérébration. Les Nereis sexuellement indifférenciées au début de l'expérience différencient des produits génitaux, ^{soit} au cours des 8-9 premiers mois suivant la greffe (80 % des cas), soit après décérébration ; la sex-ratio obtenue dans ces conditions (19 mâles et 18 femelles pour les 37 sur 123 porte-greffe ayant survécu à l'opération) correspond pratiquement à celle observée dans la nature. Dans tous les cas, les porte-greffe présentent lors de l'épitoque des caractères sexuels somatiques conformes à leur sexe.

Les greffons subissent les transformations hétéronéridiennes en même temps que les porte-greffe.

Dans le cas des greffes de tronçon de corps, le coelome des greffons est envahi par les produits génitaux du porte-greffe et inversement les cellules sexuelles du greffon peuvent se répandre, surtout si le greffon est du sexe mâle, dans les segments du porte-greffe contigus au niveau de jonction (Pl. XXXVIII, fig. c).

TABLEAU 25

Type de transformation présentée par les cirres de parapodes implantés dans la région orthotope ou hétérotipe de porte-greffe du sexe opposé.

Sexe du donneur du greffon	Sexe du porte-greffe	Origine du greffon	Niveau d'implantation sur le porte-greffe	Type des caractères sexuels des cirres parapodiaux du greffon
Mâle (33)	Femelle (33)	RA (9)	RA (5)	RA - Mâle (9)
			RP (4)	
		RP (24)	RA (9)	RP - Mâle (24)
			RP (15)	
Femelle (38)	Mâle (38)	RA (7)	RA (3)	RA - Femelle (7)
			RP (4)	
		RP (31)	RA (5)	RP - Femelle (31)
			RP (26)	

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de cas observés.

RA, région antérieure, limitée dans ces expériences aux 8 premiers segments ; RA-Femelle, caractères sexuels typiques de la région antérieure femelle ; RA-Mâle, caractères sexuels typiques de la région antérieure mâle ; RP, région postérieure correspondant à la région qui présente des transformations hétéronéridiennes importantes. RP-Femelle, caractères sexuels typiques de la région postérieure femelle ; RP-Mâle, caractères sexuels typiques de la région postérieure mâle.

Au moment de l'épitoquie, notamment dans le cas de tronçon femelle, le coelome du greffon ne contient le plus souvent qu'une petite quantité de produits génitaux d'origine, la plupart d'entre eux (ovocytes essentiellement) ayant dégénéré.

En ce qui concerne l'évolution des caractères sexuels somatiques nous considérerons d'abord les greffons différenciés sexuellement, puis les greffons indifférenciés au moment de la greffe.

α- Evolution des greffons sexuellement différenciés

(Fig. 15 et Tableau 25)

Les caractères sexuels des cirres parapodiaux des greffons différenciés sexuellement (tronçon de corps, paroi latérale) se développent pratiquement toujours conformément au sexe de l'animal qu'ils soient fixés sur des porte-greffe différenciés sexuellement ou non. Dans quelques cas seulement de greffe de tronçon de corps (5/174) un parapode de greffon femelle jouxtant le porte-greffe a développé des crénelures sur son cirre dorsal (alors que son symétrique reste lisse). Il semble cependant, d'après la morphologie, que ce parapode ait été lésé au moment de la greffe et restauré au moins partiellement avec des tissus du porte-greffe.

Par contre, des papilles pygidiales sont apparues dans 75 % des cas sur des tronçons postérieurs provenant de femelles âgées (diamètre ovocyttaire 160-170 μ), et dans 100 % des cas lorsque les tronçons ont été prélevés sur des femelles jeunes et greffés sur des Nereis mâles. Inversement, les papilles pygidiales ne se sont pas différenciées dans 15 % des cas des greffons mâles fixés sur des femelles âgées.

β- Evolution des greffons sexuellement indifférenciés

Ce type d'expérience a été réalisé uniquement avec des greffons prélevés au niveau de la paroi latérale du corps (greffe de parapodes)^x. Nous envisagerons deux cas, d'abord celui où le porte-greffe est différencié sexuellement ensuite celui où il est indifférencié.

^x Nous avons aussi réalisé des greffes de tronçons caudaux entre individus sexuellement indifférenciés. Malheureusement, toutes les greffes se sont avérées être de type homosexué et ne peuvent donc être prises en considération dans ce travail.

TABIEAU 26

Greffes croisées de parapodes chez les très jeunes N. pelagica L.

Porte-greffe Caractères sexuels	Greffons Caractères sexuels	Donneurs survivants Caractères sexuels
		♀ (8)
	♀ (11)-----	(8)
♀ (18)-----	(18)	♂ (0)
		♀ (0)
	♂ (7)-----	(4)
37		♂ (4)
		♀ (5)
	♀ (5)-----	(5)
		♂ (0)
♂ (19)-----	(19)	♀ (0)
	♂ (14)-----	(12)
		♂ (12)

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de cas.

- Greffes de parapodes de Nereis sexuellement
indifférenciées sur des individus différenciés
sexuellement

Sur 35 Nereis opérées 24 ont gardé leur greffon ; malheureusement la plupart des donneurs (15/24, sur lesquels il avait été par ailleurs greffé des parapodes de Nereis différenciées sexuellement) sont morts au cours de l'expérience ; il a été donc impossible de connaître leur sexe.

Dans tous les cas, les greffons ont eu au moment de l'épitoque le comportement caractéristique de la région dont ils provenaient même s'ils ont été greffés en position hétérotope (9 cas). En outre, les greffons (9) dont le sexe du donneur a été connu ultérieurement ont toujours développé les caractères sexuels conformes au sexe d'origine. Pour les greffes dont les donneurs sont morts (15) 4 greffons sur 8 fixés sur des mâles et 5 greffons sur 7 fixés sur des femelles ont présenté les mêmes caractères sexuels que ceux du porte-greffe ; dans les autres cas (4/8 et 2/7) ils ont différencié les caractères sexuels du sexe opposé à celui du porte-greffe.

- Greffes de parapodes de Nereis sexuellement
indifférenciées sur des individus indifféren-
ciés sexuellement (tableau 26)

Sur 123 Nereis opérées 37 ont survécu et gardé leur greffon jusqu'à la fin de l'expérience (soit environ 10 à 15 mois après la greffe). Le sexe des donneurs est connu au cours de l'expérience dans environ 75 % des cas (survivants).

Tous les parapodes greffés ont subi les transformations hétéronéréidiennes en même temps que les porte-greffe. En ce qui concerne la différenciation de leurs caractères sexuels somatiques il y a lieu de la considérer en tenant compte de la nature du sexe différencié par le porte-greffe.

1^{er} cas - Porte-greffe femelles (nombre : 18) : Dans ce cas, les greffons développent des caractères sexuels secondaires femelles (11 cas sur 18) ou mâles (7 cas sur 18). 12 donneurs ont survécu, dont 8 de sexe femelle correspondent à des greffons ayant différencié des caractères sexuels secondaires femelles, et 4 mâles correspondant à des greffons ayant différencié des caractères sexuels mâles.

2ème cas - Porte-greffe mâles (nombre : 19) : Dans ces conditions 14 greffons sur 19 ont présenté les caractères sexuels mâles, les 5 autres se sont montrés du type femelle. Le type de caractères sexuels (mâle ou femelle) différenciés par chacun des donneurs ayant survécu (17) a toujours été le même que celui du greffon correspondant (5 femelles et 12 mâles).

3 - Discussion

L'étude de la différenciation des caractères sexuels somatiques des greffons provenant de la partie antérieure ou postérieure de Nereis différenciées sexuellement ou non, sur des porte-greffe différenciés sexuellement ou non au moment de la greffe, montre que les caractères sexuels des cirres parapodiaux sont toujours conformes au sexe du donneur (lorsqu'il est connu), et ceci quel que soit le niveau d'origine du greffon (tronçon de corps ou parapodes) et sa position sur le porte-greffe. En effet, les porte-greffe différenciés sexuellement n'ont aucune influence sur la nature (mâle ou femelle) des caractères sexuels qui se développent sur les greffons provenant d'individus sexuellement indifférenciés ; d'autre part, le transfert de parapodes de Nereis sexuellement indifférenciées sur des Nereis de même stade et entraînées dans un processus de sexualisation allant jusqu'à l'épitoque ne modifie pas le type de caractère sexuel somatique que ceux-ci auraient normalement développé. Certes la prédominance des cas où porte-greffe et greffon présentent le même type de caractère sexuel (11 cas sur 18 pour les femelles, 14 cas sur 19 pour les mâles) pourrait être interprétée comme le résultat d'une inversion de la nature (mâle ou femelle) de ces caractères. Toutefois, il convient de remarquer que tous les greffons dont le donneur a survécu (29 sur 33) ont développé des caractères sexuels somatiques conformes au sexe de ce dernier. On peut d'ailleurs penser que la prédominance des caractères cités ci-dessus résulte d'une histocompatibilité plus favorable pour les greffes homosexuées que pour les greffes hétérosexuées.

Par contre, les papilles pygidiales apparaissent non seulement sur les greffons mâles, mais aussi ^{chez} 75 % (femelles âgées : diamètre ovocytaire 160 μ environ) à 100 % (femelles jeunes) des tronçons de femelles greffés sur des Nereis mâles. Il convient de remarquer que 5 % des tronçons mâles fixés sur des femelles n'ont pas différencié de papilles pygidiales.

Il apparaît donc que le contact intime et prolongé (jusqu'à 15 mois) réalisé par greffe entre un fragment de Nereis d'un sexe donné, sexuellement

différencié ou non au moment de l'opération, et une Nereis de sexe opposé, et dont la différenciation sexuelle est réalisée ou non en présence de ce greffon, n'altère jamais la nature des caractères sexuels des cirres parapodiaux édifiés au cours de l'hétéronéridation ; en effet, dans tous les cas, ces caractères restent conformes au sexe de la Nereis ayant fourni le greffon. Par contre, il s'avère qu'un environnement de type mâle peut induire la formation de papilles pygidiales sur des greffons femelles.

III - DISCUSSION GENERALE

Nous discuterons du rôle du cerveau, du contenu coelomique (produits génitaux + coelomocytes) et de l'ensemble d'un individu dans le déterminisme des caractères sexuels somatiques de Nereis en considérant séparément les caractères sexuels des cirres parapodiaux (renflement et crénelures), puis les caractères sexuels du pygidium (papilles pygidiales) étant entendu que, dans la nature, les caractères somatiques mâles sont représentés par les papilles pygidiales, les crénelures et, dans certains cas (N. pelagica), par le nombre de segments antérieurs à cirres parapodiaux renflés qui est différent de celui de la femelle.

A - DETERMINISME DES CARACTERES SEXUELS DES CIRRES PARAPODIAUX

Les résultats obtenus après décérébration, injection de produits génitaux, greffes, montrent que les caractères sexuels des cirres parapodiaux se différencient toujours conformément au sexe de l'individu dont ils proviennent et quelle que soit la nature (mâle ou femelle) du milieu dans lequel ils évoluent. Il apparaît en effet que, dans les conditions de nos expériences, pendant une période couvrant les trois quarts de la vie de la Nereis, ni le sang, ni le contenu coelomique ne sont susceptibles de modifier les caractères sexuels des cirres parapodiaux d'un individu de sexe donné. De plus les caractères sexuels des cirres parapodiaux peuvent même se différencier conformément à leur sexe d'origine en l'absence de ses propres produits génitaux ; c'est ainsi que les Nereis indifférenciées peuvent développer des renflements et des crénelures sans qu'il y ait apparition de produits génitaux différenciés. Le même phénomène peut d'ailleurs se produire en présence uniquement de produits génitaux du sexe opposé ; en effet, les parapodes (pratiquement dépourvus de leurs produits génitaux d'origine) ainsi que les tronçons greffés (dans lesquels les produits génitaux sont rapidement résorbés dans la plupart des cas) évoluant presque uniquement en présence des produits génitaux du porte-greffe,

différencient néanmoins les caractères sexuels correspondant à leur sexe d'origine.

D'autre part, il apparaît que la présence de la chaîne nerveuse d'une Nereis de sexe donné n'est pas nécessaire à la différenciation des caractères sexuels des cirres parapodiaux correspondants ; en effet les parapodes greffés évoluent normalement en l'absence de la chaîne nerveuse du greffon et bien que, dans certains cas (greffes de parapodes en position ventrale), leur nerf soit en relation avec la chaîne nerveuse du porte-grefe.

Ces résultats permettent donc d'exclure la possibilité de l'existence, dans le système vasculaire, dans le coelome (et notamment dans les produits génitaux) ou dans le système nerveux, et pendant la période étudiée, d'un facteur contrôlant le déterminisme des caractères sexuels des cirres parapodiaux. Ces caractères apparaissent donc au moment de nos interventions expérimentales comme étant déjà déterminés et particulièrement stables.

D'autre part, tous les résultats obtenus tant après injection de produits génitaux dans le coelome d'individus sexuellement indifférenciés, qu'après greffe hétérosexuée de parapodes de Nereis sexuellement indifférenciées permettent de supposer que la nature (mâle ou femelle) des caractères sexuels des cirres parapodiaux est déjà acquise pendant la période d'indifférenciation sexuelle ce qui implique une détermination très précoce de ces caractères (3 mois au moins avant la différenciation sexuelle).

B - DETERMINATION DES CARACTERES SEXUELS DU PYGIDIUM

Le déterminisme des caractères sexuels du pygidium (papilles pygidiales) pose un problème délicat. En effet, dans la nature et dans les conditions normales (Nereis n'ayant pas régénéré) les papilles pygidiales n'apparaissent que chez les mâles. Or, nous avons vu que ces formations **se développent** aussi chez toutes les Nereis sexuellement indifférenciées et dont l'épitoque est provoquée par décérébration, chez les jeunes femelles décérébrées précocement et enfin chez les femelles ayant reçu une injection de contenu coelomique mâle ou greffées sur des mâles ; l'environnement mâle dans le déclenchement de la formation des papilles pygidiales sur les femelles est d'ailleurs d'autant plus efficace que la femelle est jeune.

Il semble donc que les papilles pygidiales sont, comme les caractères sexuels des cirres parapodiaux, déterminés précocement. Cependant à l'inverse de ceux-ci le caractère papilles pygidiales serait fixé à la fois sur le pygidium des mâles génétiques et celui des femelles génétiques. La différenciation

des papilles pygidiales s'effectuerait normalement chez les mâles au cours de l'hétéronéréidation mais serait bloquée par un facteur hypothétique chez les femelles. Ce facteur n'apparaîtrait qu'avec la différenciation sexuelle et verrait son efficacité augmenter avec l'âge de la Nereis assurant ainsi un blocage de plus en plus strict. La levée de cette inhibition ne pourrait être réalisée que par la création d'un environnement mâle (par injection du contenu coelomique provenant d'un individu mâle, ou greffe sur un mâle) dont le mécanisme d'action reste purement hypothétique.

IV - CONCLUSION

Les expériences de décérébration à différents moments de la vie de l'animal, de castration, d'injection de produits génitaux et de greffe montrent, dans les conditions de nos expériences, que ni le cerveau, ni les produits génitaux, ni le liquide coelomique, ni le sang, ni le système nerveux du corps ne sont concernés dans la détermination des caractères sexuels de cirres parapodiaux. Ces caractères apparaissent déterminés précocement (3 mois au moins avant la différenciation sexuelle) et de façon stable. Leur différenciation se fait toujours conformément au sexe d'origine.

Les caractères sexuels du pygidium (papilles) sont aussi déterminés précocement mais vraisemblablement chez les deux sexes. Toutefois, l'expression de ce caractère serait bloquée chez les femelles au cours de la maturation sexuelle ; il ne peut donc se manifester que chez les jeunes femelles, ou les femelles évoluant dans un environnement mâle (par injection de produits génitaux mâles ou greffe sur un mâle). Par contre, ce caractère peut toujours s'exprimer librement chez les mâles dès que les processus d'hétéronéréidation sont déclenchés.

CHAPITRE X

STABILITE DE LA DETERMINATION ET DE LA DIFFERENCIATION DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES

Les Heteronereis naturelles mâles de N. pelagica se caractérisent essentiellement par deux types de structures sexuelles qui leur sont propres : des crénelures sur les cirres parapodiaux dorsaux de la région transformée et des papilles pygidiales. Ces caractères sont déterminés précocement avant la différenciation sexuelle, soit uniquement chez le mâle (crénelures), soit à la fois chez le mâle et la femelle (papilles pygidiales). Toutefois, la différenciation des papilles pygidiales n'est réalisée, dans les conditions normales, que chez le mâle ; ce caractère peut cependant s'exprimer chez la femelle si celle-ci subit l'hétéronéréidation à l'état jeune ou en présence d'un environnement mâle obtenu par injection de produits génitaux mâles ou greffe sur un mâle. La différenciation des papilles pygidiales semble donc labile puisque conditionnée par le milieu dans lequel elle se fait ; par contre, la détermination des crénelures apparaît particulièrement stable. Nous nous proposerons dans ce chapitre d'apprécier le degré de stabilité d'une part et de labilité d'autre part de ces caractères sexuels somatiques. La méthode utilisée consiste à provoquer la différenciation de ces caractères après régénération des structures sur lesquelles ils apparaissent.

I - MATERIEL ET METHODES

Toutes les expériences ont été réalisées sur des N. pelagica d'âge varié, sexuellement différenciées ou non. La régénération des structures sur lesquelles se développent les caractères sexuels somatiques (cirres parapodiaux dorsaux et pygidium) est provoquée soit par amputation de la partie caudale de la Nereis (pour la régénération du pygidium et des cirres parapodiaux dorsaux), soit par ablation élective des cirres parapodiaux ou des parapodes d'un certain nombre de segments (régénération des cirres dorsaux). En outre, la néoformation de parapodes surnuméraires est induite suivant un procédé décrit dans un travail antérieur (BOILLY-MARER, 1969 c et 1971 a et b) par juxtaposition de

territoires hétérologues (dorsal \leftrightarrow ventral) à l'aide de greffes de paroi de corps.

La régénération est provoquée soit sur une Nereis non greffée, soit sur un greffon de sexe donné placé sur un porte-greffe de sexe opposé.

La différenciation des caractères sexuels somatiques est provoquée en déclenchant l'hétéronéridation par décérébration, soit au moment de l'amputation, soit après que la régénération ait commencé (de 8 jours à un mois après la section).

II - RESULTATS

Nous envisagerons successivement le comportement des cirres parapodiaux régénérés, puis celui des pygidiums néoformés.

A - COMPORTEMENT DES CIRRES PARAPODIAUX REGENERES

Nous **disti**nguerons les parapodes édifiés après amputation de la partie postérieure du corps, des parapodes, ou des cirres parapodiaux eux-mêmes, puis ceux induits par juxtaposition de territoires hétérologues (parapodes sur-numéraires).

1 - Parapodes régénérés

Dans tous les cas, les organes amputés (segments, parapodes, cirres parapodiaux) régénèrent dans un délai de 2 à 6 mois qu'il s'agisse de régénération in situ (a) ou sur le greffon (b).

a) Régénération in situ

Lorsque l'ablation des structures portant les cirres parapodiaux ou des cirres parapodiaux eux-mêmes est pratiquée sur des Nereis atiques, l'évolution des cirres parapodiaux régénérés au cours de l'hétéronéridation (43 cas) est toujours identique à celle des cirres parapodiaux voisins n'ayant pas subi l'amputation, et ceci même si la régénération du cirre est incomplète (moitié à deux tiers de la longueur initiale du cirre).

Lorsque l'amputation des cirres parapodiaux dorsaux ou des parapodes postérieurs est effectuée sur des Nereis sub-épitoques (st. 1 de la terminologie de DURCHON, 1952) et jusqu'à 20 jours environ avant le stade final de

l'hétéronéréidation, les cirres parapodiaux dorsaux sont d'abord régénérés sous leur forme atoque (lisse) alors que pendant le même temps les cirres parapodiaux dorsaux voisins et non amputés commencent à différencier des crénelures. Finalement les cirres parapodiaux dorsaux régénérés deviennent crénelés avec l'hétéronéréidation complète.

b) Régénération sur le greffon

Les tronçons de corps fixés latéralement ou caudalement régénèrent toujours postérieurement et de façon synchrone par rapport au porte-greffe. De même, les parapodes et les cirres parapodiaux des greffons régénèrent normalement après amputation (Pl. XXXV et Pl. XXXVII, fig. a, b, c).

Les cirres parapodiaux régénérés, soit au niveau des segments néoformés par les tronçons de corps fixés latéralement (97) ou caudalement (21) sur le porte-greffe, soit après ablation élective de cirres parapodiaux sur les greffons (127 tronçons de corps ; 136 bandes de parapodes) différencient dans tous les cas (Nereis différenciées sexuellement ou non au moment de la greffe) les mêmes caractères sexuels que les cirres parapodiaux anciens du greffon.

2 - Parapodes surnuméraires

Nous considérerons d'abord les conditions d'apparition de ces parapodes puis leur comportement au cours de l'hétéronéréidation.

a) Conditions d'apparition des parapodes surnuméraires

Des parapodes surnuméraires se sont édifiés au niveau de la jonction greffon - porte-greffe dans un certain nombre de cas de greffes de tronçon de corps en position latérale (α) et ^{presque} pour toutes les greffes de parapodes (β).

α - Cas de greffes latérales de tronçon de corps

- Grefe sur la face dorsale du porte-greffe

Des parapodes surnuméraires se forment dans 45 % environ des cas (54/122) pour les tronçons fixés par leur partie antérieure ou par leur partie postérieure (8/19) sur la face dorsale du porte-greffe. Le nombre de parapodes néoformés au niveau de la jonction greffon - porte-greffe varie entre 1 à 5 parapodes. Néanmoins, tous les parapodes se forment au niveau

de la jonction de la face dorsale du porte-greffe et de la face ventrale du greffon à la base des parapodes (70 % des parapodes surnuméraires) ou au niveau de l'extrémité de la chaîne nerveuse sectionnée du greffon jouxtant le porte-greffe (30 % des parapodes surnuméraires). Ils sont orientés le cirre ventral dirigé vers la face ventrale du greffon et le cirre dorsal vers la face dorsale du porte-greffe. (Pl. XXXVII, fig. c).

- Grefe sur la face ventrale du porte-greffe

Pour les greffes réalisées sur la face ventrale la néoformation de parapodes se produit dans tous les cas (9/9) au niveau de la jonction des deux faces hétérologues (dorsale du greffon, ventrale du porte-greffe) à proximité des nerfs parapodiaux sectionnés du porte-greffe. Le cirre ventral du parapode surnuméraire est alors orienté vers la face ventrale du porte-greffe et le cirre dorsal vers la face dorsale du greffon.

β- Cas de greffes de parapodes (Fig. 16)

Les parapodes surnuméraires sont apparus dans tous les cas de greffes de parapodes dans la région postérieure du corps (101 survivants) et dans 67 % des cas de greffes de parapodes dans la région antérieure (35 survivants).

L'étude de tous les cas de néoformations obtenues montre que :

- les parapodes néoformés sont généralement plus petits que les parapodes anciens mais parfaitement constitués ;
- pour un même type de greffe, les parapodes apparaissent toujours sur le même côté du greffon et au niveau de contact du greffon et du porte-greffe ;
- les parapodes néoformés sont toujours implantés du côté où s'affrontent deux faces différentes (ventrale et dorsale) du greffon et du porte-greffe;
- les parapodes néoformés sont orientés de telle sorte que leurs faces (dorsale ou ventrale) sont placées vis-à-vis d'une face homologue du greffon ou du porte-greffe (Pl. XXXVI).

b) Comportement des parapodes surnuméraires au cours de l'hétéronéréidation

Nous avons étudié la différenciation des caractères sexuels des cirres des parapodes surnuméraires édifiés après greffe entre

TABIEAU 27

Type de transformation présentée **par** les cirres de parapodes surnuméraires édifiiés à la jonction de greffons et de porte-greffe de sexe opposé après greffe de parapodes dans la région orthotope ou hétérotipe.

Sexe du donneur du greffon	Sexe du porte-greffe	Origine du greffon	Niveau d'implantation sur le porte-greffe	Type de caractères sexuels des cirres de parapodes surnuméraires
Mâle (33)	Femelle (33)	RA (9)	RA (5)	RA - Mâle (4)
			RP (4)	RA - Mâle (1) RP - Femelle (1)
			RA (9)	RP - Mâle (6)
			RP (24)	RP - Mâle (4) RP - Femelle (11)
Femelle (38)	Mâle (38)	RA (7)	RA (3)	RA - Femelle (2)
			RP (4)	RA - Femelle (1) RP - Mâle (2)
			RA (5)	RP - Femelle (3)
			RP (31)	RP - Femelle (7) RP - Mâle (19)

Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de cas observés.

RA, région antérieure, limitée dans ces expériences aux 8 premiers segments ; RA-Femelle, caractères sexuels typiques de la région antérieure femelle ; RA-Mâle, caractères sexuels typiques de la région antérieure mâle ; RP, région postérieure correspondant à la région qui présente des transformations hétéronéréidiennes importantes. RP-Femelle, caractères sexuels typiques de la région postérieure femelle ; RP-Mâle, caractères sexuels typiques de la région postérieure mâle.



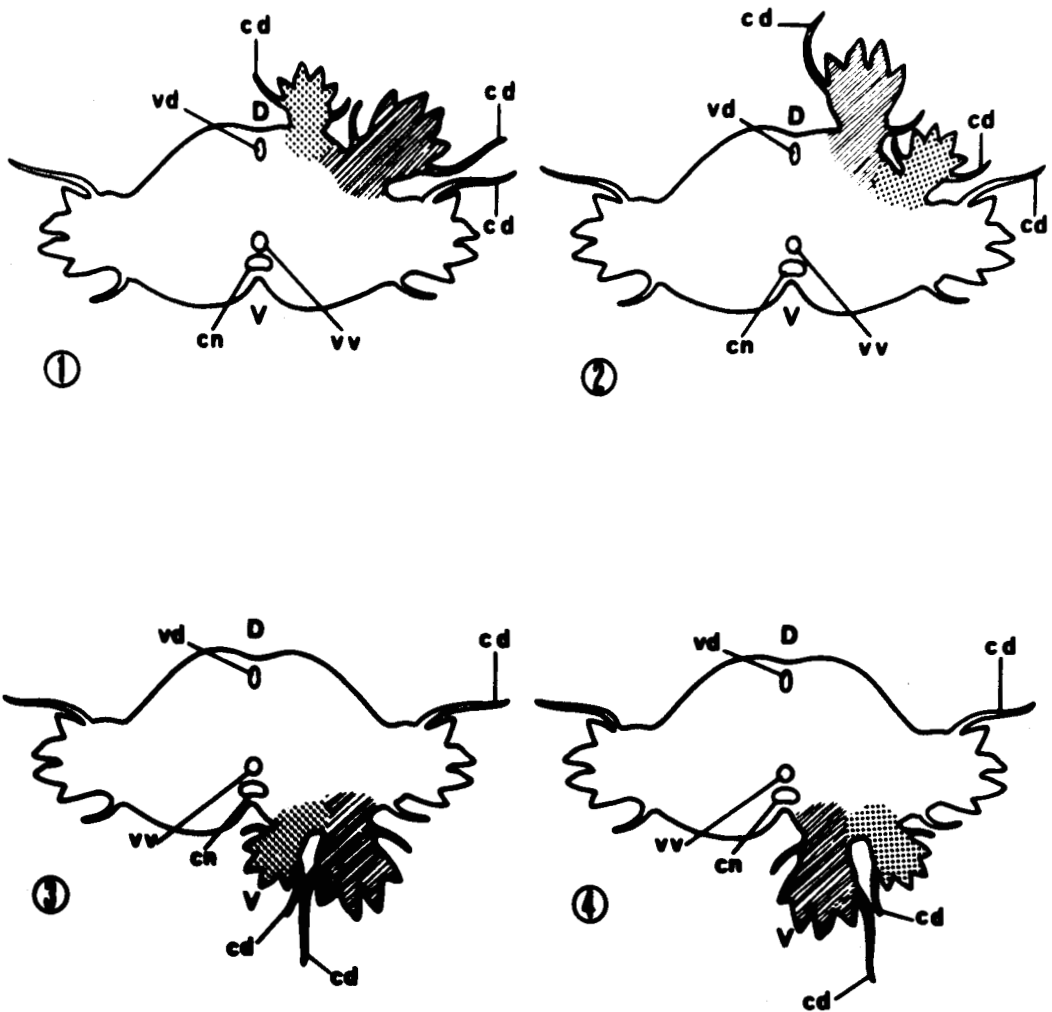


Figure 16

Schéma des différentes positions et orientations des parapodes greffé et néoformé sur un segment du porte-greffe.

- 1) Expérience 1 - Greffe dorsale. Les parapodes néoformés sont apparus dans 100 % des cas.
- 2) Expérience 2 - Greffe dorsale. Le greffon a subi une rotation de 180° par rapport à l'expérience 1. Parapodes néoformés dans 100 % des cas.
- 3) Expérience 3 - Greffe ventrale. Parapodes néoformés dans 100 % des cas.
- 4) Expérience 4 - Greffe ventrale. Le greffon a subi une rotation de 180° par rapport à l'expérience 3. Parapodes néoformés dans 100 % des cas.

▨, parapode greffé ; ▤, parapode néoformé ; cd, cirre dorsal ; cn, chaîne nerveuse ; D, face dorsale du porte-greffe ; V, face ventrale du porte-greffe ; vd, vaisseau dorsal ; vv, vaisseau ventral.

individus sexuellement différenciés (α) et après greffe de parapodes de Nereis sexuellement indifférenciées sur des porte-greffe sexuellement différenciés ou non (β).

α - Greffes entre Nereis sexuellement différenciées

- Greffe de tronçon de corps

Dans les cas des greffes hétérosexuées de tronçon de corps sur la face dorsale du porte-greffe, les caractères sexuels des parapodes surnuméraires sont identiques à ceux du greffon dans 40 % des cas en moyenne, soit 17/43 cas pour les parapodes édifiés à la base de parapodes du greffon et 8/19 cas pour ceux formés au niveau de l'extrémité de la chaîne nerveuse ; dans les autres cas (60 %) ils sont du même type que ceux du porte-greffe (respectivement 26/43 et 11/19).

Lorsque le tronçon est fixé sur la face ventrale du porte-greffe (greffes hétérosexuées), 44 % (4/9) des parapodes surnuméraires développent les mêmes caractères sexuels que ceux du greffon, dans les autres cas (5/9) ils sont conformes à ceux du porte-greffe.

Les parapodes surnuméraires, bien que formés au niveau de la jonction de territoires du greffon et du porte-greffe, sont quelquefois nettement implantés dans l'un ou l'autre de ces territoires ; ils présentent alors toujours les caractères sexuels somatiques typiques du territoire sur lequel ils se sont développés. Ainsi, dans certains cas, plusieurs parapodes surnuméraires induits au niveau d'un même greffon, mais les uns édifiés essentiellement en territoire greffon et les autres en territoire porte-greffe, présentent des caractères sexuels de type opposé.

Dans tous les cas des greffes homosexuées, les caractères sexuels des parapodes surnuméraires ont toujours été identiques à ceux du greffon et du porte-greffe (8/8 cas).

- Greffe de parapodes (Tableau 27)

Les parapodes surnuméraires subissent aussi les transformations consécutives à l'installation de l'épitoquie. Toutefois, l'évolution de leurs cirres parapodiaux est variable ; ils se comportent, soit comme ceux du porte-greffe, soit comme ceux du greffon.

Pour les greffes effectuées sur la face dorsale de la région orthotope

52 % (20/38 cas) des parapodes surnuméraires se comportent comme les parapodes du porte-greffe, 38 % (14/38 cas) comme ceux du greffon ; dans 10 % des cas (4/38 cas) certains des 4-5 parapodes induits par la présence d'un greffon constitué d'une bande de 4-5 parapodes, présentent les caractères sexuels du greffon tandis que les autres ont manifesté les mêmes caractères que le porte-greffe.

Dans le cas de greffes réalisées sur la face ventrale 44 % (4/9 cas) des parapodes surnuméraires différencient des caractères sexuels identiques à ceux du greffon et 45 % se comportent comme ceux du porte-greffe. En outre, les deux types de caractères sexuels sont représentés dans 11 % des cas (1/9 cas) au niveau d'une série de parapodes surnuméraires édifiés pour un même greffon.

Lorsque les greffons sont implantés dans la région hétérotope la plupart des parapodes (11/14) présentent les mêmes transformations hétéronériennes que les parapodes du greffon ; il convient cependant de remarquer que dans pratiquement tous ces cas les parapodes sont nettement implantés dans le territoire greffon.

β - Greffe de parapodes sexuellement indifférenciés sur des porte-greffe sexuellement différenciés ou non

Les caractères sexuels secondaires des parapodes surnuméraires sont identiques à ceux du greffon et du porte-greffe lorsque ceux-ci présentent le même type de caractères sexuels somatiques (63 % soit 38/60 cas) ; dans le cas inverse, les parapodes surnuméraires développent soit les mêmes caractères sexuels que ceux du porte-greffe (60 % soit 13/22 cas), soit les mêmes que ceux du greffon (40 % soit 9/22 cas).

B - COMPORTEMENT DES PYGIDIUMS NEOFORMES

La régénération du pygidium de N. pelagica est semblable à celle observée chez N. diversicolor par BOILLY (1969) ; elle est achevée vers le 12ème jour suivant l'amputation, date à laquelle les segments sétigères commencent à se différencier. Le pygidium est restitué suivant le même processus après ablation du cerveau ; dans ce cas, seule la régénération des segments sétigères est inhibée (BOILLY, 1971).

Nous considérerons le comportement du pygidium au cours de l'hétéronéréidation d'une part lorsque celle-ci est déclenchée après régénération, d'autre part lorsque l'ablation du cerveau est concomitante de l'amputation du pygidium.

1 - L'hétéronéréidation est déclenchée après régénération du pygidium

Lorsque la décérébration est pratiquée de 8 jours à 2 mois après l'amputation du pygidium sur des Nereis sexuellement différenciées ou non, le pygidium néoformé différencie des papilles dans tous les cas (73) quel que soit le sexe de l'animal.

2 - L'hétéronéréidation est déclenchée au moment de l'amputation du pygidium

Dans ce cas, des papilles pygidiales se développent à la fois chez les mâles et les femelles. Toutefois, la différenciation des papilles pygidiales commence un peu plus tard chez les femelles (10 à 15 jours après la décérébration) que chez les mâles (7ème-8ème jour après la décérébration).

Dans tous les cas, la morphologie des papilles pygidiales est semblable à celle observée chez les Heteronereis mâles naturelles. Cependant, les papilles édifiées sur le pygidium des individus femelles sont le plus souvent plus petites que celles des mâles et toujours dépourvues du pore apical servant chez le mâle à l'écoulement du sperme.

III - DISCUSSION

Nous discuterons de la nature (mâle ou femelle) des caractères sexuels édifiés au cours de l'hétéronéréidation par les cirres parapodiaux et le pygidium régénérés après décérébration au moment du déclenchement de la régénération ou au cours de la régénération.

A - CARACTERES SEXUELS DES CIRRES PARAPODIAUX

L'expression du caractère sexuel des cirres parapodiaux régénérés s'effectue toujours conformément au sexe d'origine, quel que soit l'âge de la

Nereis, le moment de la régénération par rapport à l'hétéronéridation et la nature (mâle ou femelle) de l'environnement dans lequel s'effectue la régénération.

Ces résultats nous permettent de penser que la détermination des caractères sexuels des cirres parapodiaux est particulièrement stable et que leur différenciation n'est pas, au cours de l'hétéronéridation, contrôlée par des facteurs épigénétiques. De plus, ils suggèrent que le génome des cellules régénératrices participant à la restitution des cirres parapodiaux n'est pas qualitativement altéré au cours de la régénération puisque la détermination se maintient à travers ce processus morphogénétique ; ils impliquent donc que les cellules régénératrices ne se dédifférencient pas totalement au cours de la régénération.

Le comportement des parapodes surnuméraires au cours de l'hétéronéridation pose cependant un problème important. En effet, pour une même greffe, nous avons obtenu à la fois des parapodes surnuméraires présentant les caractères sexuels du greffon et des parapodes surnuméraires du type porte-greffe. Cependant, les conclusions de l'étude des cirres parapodiaux régénérés d'une part et certaines observations relatives à la position des parapodes surnuméraires par rapport au greffon et au porte-greffe d'autre part, permettent d'interpréter ces résultats apparemment paradoxaux. En effet, les parapodes surnuméraires peuvent non seulement être édifiés à partir du greffon ou du porte-greffe, mais pourraient aussi résulter de la participation des tissus du greffon et du porte-greffe, de sorte que le parapode surnuméraire représente dans ces conditions une chimère sur le plan de la détermination des caractères sexuels somatiques. La présence plus ou moins grande de tissus provenant du porte-greffe ou du greffon serait donc responsable de la différenciation ou non du caractère somatique suivant le cas.

B - PYGIDIUM

Il s'avère que contrairement aux caractères sexuels des cirres parapodiaux le caractère papilles pygidiales apparaît chez toutes les Nereis dont les pygidiums ont été régénérés, quel que soit le sexe ou l'état de différenciation sexuelle de celles-ci. Une observation analogue a d'ailleurs été rapportée par HOFMANN (1964) qui avait constaté l'apparition de papilles pygidiales chez des Pl. dumerilii femelles amputées caudalement. Nos résultats corroborent ceux obtenus précédemment (chapitre IX) et relatifs à

l'apparition de papilles pygidiales chez les jeunes femelles subissant une hétéronéréidation anticipée et les femelles de tous âges évoluant en présence d'un environnement mâle, et confirment les premières constatations effectuées par DURCHON (1960) après greffe de tronçons femelles sur des Nereis mâles.

On constate donc que, mis à part le cas de l'influence de l'environnement mâle dont nous avons déjà discuté (chapitre IX), les papilles pygidiales peuvent se différencier chez les femelles pourvu que les tissus concernés par cette morphogenèse soient jeunes (qu'il s'agisse de tissus de jeunes individus ou de tissus régénérés). Nous avons interprété la différenciation de papilles pygidiales chez les femelles jeunes en considérant que le facteur (hypothétique) inhibiteur de la différenciation des papilles pygidiales élaboré par les femelles au cours de leur maturation sexuelle était à ce stade absent ou peu efficace, permettant ainsi l'expression de ce caractère. Dans le cadre de cette hypothèse, il faut admettre que ce facteur, présent en quantité efficace chez les individus dont les pygidiums ont été régénérés, ou n'aurait pas le temps de bloquer la différenciation des papilles pygidiales, ou encore n'aurait aucune emprise sur les tissus jeunes. De nouvelles expériences s'avèrent nécessaires pour déterminer la durée nécessaire pour que le facteur inhibiteur femelle puisse à nouveau inhiber efficacement la différenciation des papilles pygidiales après régénération pygidiale.

IV - CONCLUSION

Les caractères sexuels somatiques mâles de N. pelagica (crénelures et papilles pygidiales) apparaissent très différents quant aux modalités de leur détermination et de leur différenciation.

Les caractères sexuels des cirres parapodiaux (crénelures) déterminés de façon précoce et uniquement chez le mâle, sont particulièrement stables et ne s'expriment que chez les mâles quelles que soient les circonstances.

Le caractère papilles pygidiales, par contre, est déterminé aussi précocement mais à la fois chez le mâle et la femelle. Normalement sa différenciation est inhibée chez la femelle. Cependant, il peut s'exprimer chez ce sexe au niveau de tissus jeunes (individu jeune ou tissus régénérés) ou en présence d'un environnement mâle.

La labilité de la différenciation du caractère sexuel porté par le pygidium s'oppose donc à la stabilité de la détermination et de la différenciation des caractères sexuels des cirres parapodiaux.

CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE

Les caractères sexuels somatiques des Néréidiens étudiés (P. cultrifera et N. pelagica) sont déterminés très précocement (au moins 3 mois avant la différenciation sexuelle). Ils peuvent s'exprimer à tout moment de la vie de l'animal dès que l'hétéronéréidation est déclenchée, indépendamment des conditions extérieures (jeûne, température).

La différenciation des caractères sexuels des cirres parapodiaux s'effectue toujours conformément au sexe d'origine. Le système nerveux, les produits génitaux, les coelomocytes, le liquide coelomique et le sang n'interviennent pas dans ce processus même lorsque les cirres parapodiaux sont régénérés en présence d'un milieu de sexe opposé. La détermination de ces caractères est donc très stable.

Les papilles pygidiales ne se différencient normalement que chez les mâles. Néanmoins, nous avons montré qu'elles peuvent apparaître aussi chez les jeunes femelles, des femelles d'âge varié dont le pygidium est régénéré, des femelles évoluant dans un environnement mâle réalisé par injection du contenu coelomique de mâle ou greffe sur un mâle. Nous avons interprété ces résultats en considérant que le caractère papilles pygidiales est présent à la fois chez le mâle et la femelle. Cependant sa différenciation ne pourrait s'effectuer que chez les mâles. Chez les femelles elle serait bloquée par un facteur inhibiteur dont l'intervention se situerait au moins pendant toute la phase sexuellement différenciée de l'animal ; ce facteur serait cependant incapable d'exercer son action sur des pygidiums jeunes ou régénérés, ou dans un environnement mâle. La différenciation des papilles pygidiales est donc labile.

Des recherches complémentaires s'avèrent nécessaires pour prouver la réalité de l'existence du facteur inhibiteur de la différenciation des papilles pygidiales, préciser sa nature et son mode d'action, apprécier le rôle de l'environnement mâle dans le déblocage du mécanisme de la différenciation des papilles pygidiales chez les femelles.

CONCLUSION GENERALE

La plupart des Néréidiens subissent au moment de la maturation génitale d'importantes modifications somatiques se traduisant par l'acquisition d'un état nouveau : l'épitoque.

Le passage de l'état atoque à l'état épitoque se caractérise en particulier par l'acquisition, dans une partie du corps seulement, d'un équipement locomoteur parapodial hautement perfectionné (lamelles parapodiales et soies hétéronéréidiennes) et dont le rôle est capital au moment de l'essaimage. En outre, au cours de cette évolution, un dimorphisme sexuel apparaît à la fois au niveau de certains cirres parapodiaux et sur le pygidium. Les Nereis épitoques ou Heteronereis mâles développent des crénelures sur les cirres parapodiaux dorsaux de la région transformée, des renflements sur les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux des premiers segments du corps et des papilles sur le pygidium. Les Heteronereis femelles ne différencient que des renflements sur les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux des premiers segments du corps et le plus souvent sur un nombre de segments différents de celui du mâle.

La description de ce dimorphisme sexuel a fait l'objet de nombreuses observations (tableau 1, page 2) mais, par contre, sa signification et son déterminisme n'ont pratiquement pas été étudiés. Nous avons abordé ces deux problèmes en particulier par l'expérimentation chez plusieurs espèces de Néréidiens.

I - LA SIGNIFICATION DU DIMORPHISME SEXUEL

Nous avons recherché la signification du dimorphisme sexuel d'abord par l'exploration structurale et cytochimique des formations sur lesquelles apparaissent les caractères sexuels somatiques au cours de l'hétéronéréidation puis par l'étude expérimentale de leur rôle au cours de l'essaimage. Nous rapporterons successivement les résultats obtenus à propos des caractères des cirres parapodiaux puis de ceux du pygidium.

A - LES CARACTERES DES CIRRES PARAPODIAUX

Les caractères des cirres parapodiaux sont représentés par des excroissances apparaissant sur la face interne de la zone médiane de certains cirres. Il s'agit soit d'un renflement unique (au niveau des cirres parapodiaux dorsaux et ventraux des premiers segments de la région non transformée du corps, des mâles et des femelles), soit d'une série de renflements (crénelures) donnant au cirre un aspect crénelé caractéristique (au niveau des cirres

parapodiaux dorsaux des segments de la région transformée du corps des mâles uniquement). Le dimorphisme sexuel des cirres parapodiaux se traduit par la présence ou non de crénelures sur les cirres parapodiaux dorsaux de la région hétéronéréidienne et aussi, chez certaines espèces au moins, par le nombre de segments antérieurs dont les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux sont renflés (par exemple chez N. pelagica, les mâles ont des renflements sur les cirres parapodiaux des 7 premiers segments, alors que chez les femelles ils n'apparaissent que sur les 5 premiers segments).

Dans les conditions naturelles, les excroissances des cirres parapodiaux commencent à apparaître au début du stade 2 de l'hétéronéréidation. Elles résultent de la prolifération mitotique de l'épiderme de la face interne du cirre et de l'augmentation de volume à la fois des cellules épidermiques en voie de prolifération et de la masse névroglie sous-jacente. Corrélativement, les cellules épidermiques des zones de prolifération sécrètent un matériel de nature protidique d'origine golgienne et contenu dans de grandes vacuoles qui s'accumulent dans la zone apicale des cellules à proximité immédiate du milieu extérieur. L'activité particulière de ces cellules au cours de l'hétéronéréidation semble liée à la présence de neurones bipolaires issus du nerf axial du cirre et pénétrant dans le tégument ; en effet, ces éléments sont toujours absents des zones situées entre les crénelures. Pendant la même période, le tissu nerveux de tous les cirres (cellules neurosensorielles, névroglie, nerf axial) accumulent du glycogène, des ribosomes, en même temps que le chondriome de ses cellules se développe de façon notable. L'hétéronéréidation se traduit donc au niveau des cirres par une évolution métabolique particulière, caractérisée d'une part par la prolifération des cellules épidermiques doublée d'une activité sécrétoire intense au niveau des excroissances, et d'autre part, par l'accumulation de réserves énergétiques importantes dans le tissu nerveux correspondant.

Au terme de leur évolution, les excroissances des cirres transformés (renflement et crénelures) se présentent comme un soulèvement du tégument reposant sur une masse névroglie et neuronale hypertrophiée. Leur tégument comprend des cellules épidermiques et les extrémités des cellules neurosensorielles. Le tiers apical des cellules épidermiques est occupé par de nombreuses vacuoles d'origine golgienne dont le contenu, de nature protidique, tend à remplir cette partie de la cellule et notamment les microvillosités épidermiques après rupture des membranes des vacuoles. La sécrétion épidermique se trouve donc à proximité immédiate du milieu extérieur et ceci d'autant plus que,

à ce niveau, la cuticule, par un processus dont nous ignorons encore le mécanisme (arrêt de la synthèse de ses précurseurs par détournement de l'activité métabolique des cellules épidermiques, ou lyse) tend à se réduire à une formation très mince et anhiste. La dendrite des cellules neurosensorielles pénètre dans l'épiderme jusque sous la cuticule où elle se termine en un bourgeon cilié dont les cils, après avoir traversé la cuticule, baignent dans le milieu ambiant. Ces cellules neurosensorielles apparaissent toujours isolées au niveau de la zone transformée du cirre et sont entourées par les cellules épidermiques ayant sécrété le matériel protidique apical.

Les caractéristiques ultrastructurales du complexe cellules épidermiques - cellules neurosensorielles des renflements et des crénelures et les analogies cytologiques présentées par cette formation avec des épithéliums chémorécepteurs de diverses espèces, et notamment de Vertébrés, nous ont conduit à considérer les excroissances des cirres parapodiaux transformés comme des formations chémoréceptrices.

La fonction chémoréceptrice et l'intervention de celle-ci lors de la danse nuptiale ont pu être démontrées expérimentalement sur des Heteronereis de Pl. dumerilii récoltées en essaimage au cours de pêches de nuit. Il s'avère, en effet, que les cirres parapodiaux perçoivent un stimulus de nature chimique provenant d'un partenaire de sexe opposé. Nous avons démontré, par ailleurs, que l'information chimique perçue au niveau des renflements et des crénelures est transmise par le système nerveux central suivant le trajet chaîne nerveuse → cerveau → chaîne nerveuse jusqu'aux effecteurs représentés par les muscles intervenant dans la locomotion. La stimulation chimique des chémorécepteurs parapodiaux (au niveau des renflements et des crénelures) entraîne donc le déclenchement de l'activité motrice de la musculature pariétale et parapodiale qui, grâce aux propriétés particulières acquises au cours de l'hétéronéridation (DEFRETIN et WISSOCQ, 1969 ; WISSOCQ, 1971) provoquera la danse nuptiale, nage caractéristique particulièrement rapide dont la conséquence ultime est représentée par l'émission des produits génitaux. Les modalités d'action, l'origine et la nature chimique de la substance excitatrice ont pu être explorées par des techniques expérimentales et biochimiques appropriées.

La substance excitatrice déclenchant la danse nuptiale se présente comme une phéromone (KARLSON et LUSCHER, 1959 ; KARLSON, 1960) ; elle est émise par chacun des partenaires d'un couple d'Heteronereis ; elle agit à faible dose et à distance ; une certaine concentration de substance et une durée d'excitation suffisante sont cependant nécessaires pour que la danse nuptiale se termine par l'émission des produits génitaux. Des recherches relatives à

l'origine de cette substance nous ont permis de montrer qu'elle est présente à la surface du corps, dans le liquide coelomique, mais absente des produits génitaux mûrs lavés. La danse nuptiale et l'émission des produits génitaux peuvent, par contre, être provoquées par d'autres espèces de Polychètes, voisines ou non, récoltées en période de reproduction, ou par leur contenu coelomique ; la substance excitatrice ne serait donc pas spécifique mais dans tous les cas elle est caractéristique du sexe. Chez Pl. dumerilii, elle a pu être isolée sous la forme de fraction "neutre" active par chromatographie sur résines échangeuses d'ions et gel de Sephadex G 25 "fine" ; les résultats obtenus jusqu'à présent permettent d'affirmer que la substance excitatrice est de faible poids moléculaire (de l'ordre de 2500 à 5000), thermolabile et probablement de nature protidique.

L'édification de renflement et de crénelures sur les cirres parapodiaux au cours de l'hétéronéréidation correspond donc à la mise en place de complexes chémorécepteurs destinés ^à percevoir une substance de type phéromone émise par le partenaire de sexe opposé et déclenchant la danse nuptiale. Il est intéressant de constater que les cellules neurosensorielles des cirres n'acquièrent la propriété d'être sensibles à la phéromone sexuelle qu'au niveau des renflements et des crénelures et, en particulier, lorsque ceux-ci sont complètement différenciés, c'est-à-dire chez l'Heteronereis. Or, à ce stade, les cellules neurosensorielles de ces formations présentent la particularité d'être entourées de cellules épidermiques ayant sécrété abondamment un matériel protidique d'origine golgienne qui occupe toute leur moitié apicale. Il est vraisemblable que la présence de cette substance épidermique conditionne la chémosensibilité des cellules neurosensorielles à la phéromone sexuelle en assurant en particulier sa fixation comme dans le cas des épithéliums gustatifs de Vertébrés (DASTOLI, LOPIEKES et PRICE, 1968 ; DASTOLI, LOPIEKES et DOIG, 1968).

Le renflement des cirres parapodiaux au cours de l'hétéronéréidation représente donc une forme de différenciation physiologique hautement élaborée et essentiellement orientée vers la reproduction.

B - LE CARACTERE DU PYGIDIUM

Le caractère sexuel du pygidium se manifeste, dans les conditions normales, uniquement chez le mâle. Il se présente sous la forme d'excroissances tubulaires (= papilles pygidiales) implantées sur tout ou une partie seulement du pygidium et suivant une disposition propre à chaque espèce.

Ces formations résultent d'un soulèvement du tégument provoqué par la prolifération mitotique localisée de l'épiderme ; ce processus aboutit à la mise en place d'un tube aveugle dressé sur la surface du corps et dont la lumière est en relation avec la cavité pygidiale. L'évolution particulière des cellules épidermiques (disparition progressive des organites cellulaires, hypertrophie des microvillosités cuticulaires, rupture des parois cellulaires) et de la cuticule (disparition de la couche interne puis rupture) notamment au niveau de leur apex, aboutit au percement d'un pore apical qui servira à l'évacuation des produits génitaux au cours de la danse nuptiale. Toutefois, l'évacuation du sperme au niveau de ces formations est contrôlée par un sphincter pré-pygidial (correspondant au dissépiment pygidial hypertrophié) annulaire ; ce dispositif permet à l'Heteronereis mâle de n'évacuer qu'une partie seulement du sperme au cours d'une danse nuptiale et donc de participer activement à plusieurs danses. Par contre, les Heteronereis femelles expulsent tous leurs ovocytes en une seule fois par déchirement de la paroi du corps de la zone caudale.

Toutes les transformations somatiques de l'hétéronéréidation, qu'elles déterminent un dimorphisme sexuel (crénelures, renflement de certains cirres parapodiaux, papilles pygidiales) ou non (musculature hétéronéréidienne, lamelles parapodiales et soies hétéronéréidiennes) apparaissent donc essentiellement, voire uniquement, orientées vers la fonction de reproduction. Le renflement et les crénelures des cirres parapodiaux permettent de percevoir le stimulus chimique émanant d'un partenaire de sexe opposé et provoquant le déclenchement de la danse nuptiale. Celle-ci comprend un certain nombre de figures particulières qui se déroulent suivant un scénario immuable rappelant les parades nuptiales de nombreux autres animaux. Elle se manifeste sous la forme d'une nage particulièrement rapide dont la réalisation est assurée par le développement au cours de l'hétéronéréidation d'un système moteur (musculature hétéronéréidienne) et locomoteur (lamelles et soies hétéronéréidiennes) très perfectionné. Cette nage amène l'Heteronereis à un maximum d'excitation et entraîne l'expulsion des produits génitaux soit par les papilles pygidiales (sperme), soit par une déchirure de la paroi du corps (ovocytes) en particulier sous la pression provoquée par le mouvement de piston de la trompe à l'intérieur du corps et les contractions musculaires.

Il est intéressant de signaler que ce processus de la reproduction chez les Néréidiens fait intervenir comme dans certains autres groupes (Insectes en particulier) des substances de type phéromone. Toutefois, chez les Néréidiens, le rôle de la phéromone dans la reproduction est différent de ce

que l'on connaît dans la plupart des autres cas. En effet, alors que le plus souvent la phéromone joue le rôle d'une substance attractive et permet ainsi le rapprochement des sexes indispensable à la reproduction, chez les Néréidiens elle ne fait que déclencher un processus qui provoque l'expulsion des produits génitaux. ^{Chez} ces Polychètes, la phéromone ne semble pas avoir de rôle attractif, les rencontres entre partenaires de sexe opposé étant fortuites. Il convient cependant de remarquer que les Néréidiens présentent des densités de population importantes de sorte que chez ces animaux le problème du rapprochement des sexes est relativement limité.

La signification du dimorphisme sexuel des Néréidiens apparaît donc clairement lorsque l'on considère le caractère papilles pygidiales, mais pose cependant un problème en ce qui concerne les caractères des cirres parapodiaux. En effet, le dimorphisme sexuel des cirres parapodiaux s'oppose à une identité de fonction des formations responsables de ce dimorphisme : les crénelures et les renflements représentent tous des formations chémoréceptrices chargées de percevoir la phéromone émise par le partenaire de sexe opposé. Certes, on pourrait arguer que le dimorphisme sexuel des cirres parapodiaux est à l'image de la non identité des phéromones perçues par les crénelures et les renflements. Cependant, il est probable aussi que le dimorphisme sexuel des cirres parapodiaux exprime plus simplement une différence de chémosensibilité liée au comportement même des Heteronereis au cours de l'essaimage : en effet, il apparaît que le plus souvent les mâles émettent leurs produits génitaux avant les femelles au cours de la danse nuptiale (HERPIN, 1925-26). Une chémosensibilité différentielle analogue existe chez certains Insectes dont les organes assurant la perception de la phéromone (antennes) sont plus développés et beaucoup plus sensibles chez les mâles que chez les femelles (WILSON, 1963). L'hypersensibilité mâle aux phéromones femelles serait donc un fait ayant une certaine généralité.

II - DETERMINISME DU DIMORPHISME SEXUEL

Nous avons mené l'étude du déterminisme du dimorphisme sexuel chez les Néréidiens dans le cadre de recherches expérimentales relatives aux modalités de la différenciation et de la détermination des caractères sexuels somatiques.

A - MODALITES DE LA DIFFERENCIATION DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES

Nous avons précisé les modalités de la différenciation des caractères sexuels somatiques en recherchant en particulier l'influence sur celle-ci de l'âge, du jeûne et de la température.

1 - Age

La vie des Néréidiens est relativement longue puisqu'elle s'étale sur deux (N. pelagica) ou trois ans (P. cultrifera). Cependant, la différenciation sexuelle s'effectue, dans les conditions naturelles, au plus tôt vers la fin de la première année (N. pelagica), ou au cours de la deuxième (femelles de P. cultrifera) et même de la troisième année (mâles de P. cultrifera). La maturité sexuelle est réalisée au stade final de la vie de l'animal à un moment où, chez les Nereis à épitoque, des transformations somatiques importantes bouleversent la morphologie de l'individu et le préparent à la reproduction. C'est à ce dernier stade que s'exprime le dimorphisme sexuel. La forme adulte pubère n'est donc atteinte que peu de temps avant la reproduction, elle marque d'ailleurs le terme ultime de la vie de l'Annélide. L'Heteronereis représenterait ainsi la forme adulte des Néréidiens à phase épitoque, la forme atoque n'en serait que le stade juvénile impubère.

Les caractères sexuels somatiques des Néréidiens se différencient dans les conditions naturelles au moment du passage de la forme juvénile (nérédiennne ou atoque) à la forme adulte (hétéronérédiennne ou épitoque). Ce moment est déterminé par l'intervention de divers facteurs externes tels que la température (DURCHON, 1970 ; DURCHON et PORCHET, 1970 b) et la lumière (HAUENSCHILD, 1955 et 1960), ou interne tel que le mécanisme "feed-back" exercé par les produits génitaux (DURCHON, 1952 ; PORCHET, 1967 et 1969), mais correspondant dans tous les cas à la levée de l'inhibition cérébrale.

Le passage progressif des Néréidiens au stade adulte et la modification somatique importante survenant au moment de la puberté et peu avant la reproduction et la mort de l'individu ne sont d'ailleurs pas sans rappeler l'évolution observée chez certains Insectes tels que les Lépidoptères par exemple.

Cependant, la possibilité de déclencher les transformations hétéronérédiennes par décérébration (DURCHON, 1949 et 1952) a permis de constater que les individus de tout âge sont capables de différencier les caractères

sexuels somatiques même lorsque la maturité génitale n'est pas atteinte au moment de l'épitoque expérimentale (cas des Nereis indifférenciées, ou des femelles dont le diamètre ovocytaire est inférieur à 80μ -N. pelagica- ou à 140μ -P. cultrifera- au moment de la décérébration). Seul le laps de temps nécessaire à l'acquisition de cette pseudoforme adulte hétéronéréidienne est d'autant plus long que l'individu est jeune (2 mois pour une Nereis indifférenciée sexuellement au moment de la décérébration, 20-30 jours pour une N. pelagica d'un an et demi, ou une P. cultrifera de 2 ans et demi).

L'intervention d'un contrôle endocrine émanant des ganglions cérébroïdes sur la différenciation des caractères sexuels somatiques est un phénomène fréquent chez les Invertébrés. Chez les Oligochètes, les ganglions cérébroïdes et notamment ses "cellules a" assurent le maintien des caractères sexuels somatiques secondaires quel que soit l'état de leur différenciation histologique, et stimule leur développement chez les individus prématures ou matures (HERLIANT-MEEWIS, 1956-57 ; BERJON, 1965).

Inversement, chez les Hétéronémertes (BIERNE, 1962, 1964 et 1970 a, b) et les Crustacés (DEMEUSY, 1960 ; REIDENBACH, 1965 et 1966 ; LEGRAND et col., 1968 ; PAYEN, COSTLOW et CHARNIAUX-COTTON, 1969 ; CHARNIAUX-COTTON, 1970 ; LEGRAND et JUCHAULT, 1970) les ganglions cérébroïdes exercent, par l'intermédiaire d'un relais (gonade chez les Hétéronémertes et les femelles de Crustacés ; glande androgène chez les mâles de Crustacés), un contrôle sur le développement des caractères sexuels somatiques externes des jeunes individus. L'ablation de ces ganglions entraîne, comme chez les Néréidiens, une accélération de la maturation génitale et du développement des caractères sexuels somatiques.

2 - Jeûne et température

Chez les Néréidiens, les perturbations externes telles que le jeûne ou les températures anormales n'altèrent pas l'expression des caractères sexuels somatiques. Les températures élevées (20° C) provoquent cependant l'apparition prématurée de l'hétéronéréidation et des caractères sexuels somatiques, tandis que les températures basses (10° C au plus) les retardent.

L'intervention des températures sur le moment de la différenciation des caractères sexuels somatiques résulte en fait d'une incidence de ce facteur externe sur le mécanisme endocrine cérébral. En effet, DURCHON et PORCHET (1970), DURCHON (1970) ont constaté que l'activité endocrine des ganglions cérébroïdes de Nereis mâles placées à 20° C diminue de moitié en 15 jours et se trouve réduite à zéro un mois après le début de l'expérience.

La différenciation des caractères sexuels somatiques peut donc être réalisée quel que soit l'âge de la Nereis son état génital et les conditions externes, pourvu que l'inhibition cérébrale soit levée.

B - MODALITES DE LA DETERMINATION DES CARACTERES SEXUELS SOMATIQUES

Nous avons recherché la nature des **facteurs** contrôlant la détermination des caractères sexuels somatiques et le moment de leur détermination en éprouvant par des techniques expérimentales variées (décérébration, injection de produits génitaux et de milieu coelomique, castration aux rayons x, greffes) l'influence sur ce mécanisme, du cerveau, des produits génitaux, du milieu coelomique et de l'ensemble d'un individu sur des Nereis d'âges variés. Les différences de comportement des caractères sexuels affectant d'une part les cirres parapodiaux et d'autre part le pygidium nous ont conduit à considérer leur déterminisme comme étant distinct.

1 - Caractères des cirres parapodiaux

Les expériences effectuées sur des Nereis différenciées sexuellement ou non ont montré que ni la levée brutale de l'inhibition cérébrale, ni le système nerveux, ni les **produits** génitaux, ni le milieu coelomique, ni l'environnement de sexe opposé ne perturbent la différenciation des caractères sexuels somatiques des cirres parapodiaux.

Ces caractères apparaissent donc déjà déterminés au moment de nos interventions expérimentales, c'est-à-dire deux mois environ après la naissance, époque à laquelle la différenciation sexuelle n'est pas encore réalisée. A la précocité de la détermination des caractères des cirres parapodiaux s'ajoutent, en outre, la stabilité de celle-ci, puisque en aucun cas on ne peut altérer la nature de ces caractères, même lorsque les cirres parapodiaux sont amenés à régénérer en présence d'un environnement de sexe opposé dans le cas de greffes hétérosexuées ou après injection de produits génitaux de sexe opposé.

De nombreux Invertébrés présentent d'ailleurs des caractères sexuels somatiques dont la détermination apparaît également très précoce et stable. C'est le cas, en particulier, de tous les Insectes étudiés jusqu'à présent (LAUGE, 1970 a et b) à l'exception toutefois de Lampyrus noctiluca (NAISSE, 1963, 1964, 1966 a et b, 1968 a et b) ; en effet, la transplantation précoce sur l'autre sexe des territoires sur lesquels se développeront les caractères sexuels, qu'il s'agisse d'ébauches alaires (KOPEC, 1922 ; SELLIER, 1954 ;

LEFEUVRE, 1969 ; LAVENSEAU, 1970) ou d'appareil copulatoire (DEFOSSEZ, communication personnelle), ne modifie jamais la nature du caractère sexuel du transplant qui se différencie toujours selon son sexe d'origine. Il en est d'ailleurs de même des caractères sexuels des pédipalpes de Tegenaria saeva (LHEUREUX, 1971) et probablement aussi de la glande nidamentaire de Sepia officinalis (LEMAIRE et RICHARD, 1970 ; LEMAITRE, 1971) où la différenciation de cet organe paraît antérieure à celle de la gonade. En outre, chez les Hétéronémertes, dans le cas de parabioses hétérosexuées (BIERNE, 1967, 1968 et 1970 a, b) les caractères sexuels mâles s'expriment toujours dans le parabionte mâle mais la différenciation des caractères sexuels somatiques du parabionte femelle subissant une inversion sexuelle ne s'effectue pas.

2 - Caractère du pygidium

Contrairement aux caractères des cirres parapodiaux, le caractère sexuel du pygidium apparaît labile au moins dans certaines conditions. Ce caractère se manifeste par l'apparition de papilles tubulaires destinées à évacuer le sperme et ne se différencie dans les conditions normales que chez le mâle. Il peut d'ailleurs se développer chez ces derniers même en l'absence de produits génitaux mâles, quel que soit l'âge de la Nereis et même si le pygidium est amené à régénérer en présence d'un environnement femelle, pourvu que l'inhibition cérébrale soit levée.

Le blocage de la différenciation des papilles pygidiales peut cependant être réalisé dans certains cas, en particulier dans un milieu femelle âgé. Inversement, le caractère papilles pygidiales peut apparaître chez des individus femelles à condition que l'hétéronéréidation soit provoquée précocement (par décérébration) ou qu'elle concerne un individu dont le pygidium vient d'être régénéré et ceci quel que soit l'âge de la Nereis. Les papilles pygidiales se différenciant dans ces conditions sur des individus femelles sont cependant plus petites que celles des mâles et dépourvues de pore apical.

Le caractère papilles pygidiales semble donc déterminé précocement à la fois chez les individus mâles et femelles. Dans les conditions normales ce sont les modalités de sa différenciation qui en feront un caractère sexuel mâle puisque dans ce cas les individus femelles ne différencient pas de papilles pygidiales. L'apparition dans certaines conditions de ce caractère chez les Heteronereis femelles peut être interprétée de différentes manières :

- (a) la chute brutale du taux d'hormone cérébrale (caractéristique de la physiologie mâle dans les conditions normales déclencherait la

masculinisation du pygidium

- (b) il y aurait levée de l'inhibition de la différenciation des papilles pygidiales exercée par le milieu femelle.

a) Influence de la chute brutale du taux d'hormone cérébrale sur la différenciation du caractère papille pygidiale

Aucune différence qualitative n'a été mise en évidence jusqu'à présent au niveau des neurosécrétions chez les mâles et les femelles tant sur le plan histologique (DHAINAUT-COURTOIS, 1970 et communication personnelle) que sur le plan expérimental ; en particulier PORCHET (1969) constate que "des cerveaux mâles déterminent une croissance normale des ovocytes chez les femelles déprostomisées".

Par contre, l'évolution du taux d'hormone cérébrale au cours de la vie des Nereis est très différente selon le sexe (DURCHON et PORCHET, 1970). En effet, au moment de la différenciation sexuelle l'activité cérébrale diminue brutalement de moitié chez la femelle et des 7/8e chez le mâle.

Dans nos expériences, la chute brutale du taux d'hormone provoquée par décérébration placerait les Nereis dans les conditions voisines de celles observées chez les mâles évoluant normalement ; on peut donc penser que ce comportement cérébral déterminerait l'apparition de papilles pygidiales chez les Heteronereis femelles. Cependant, le fait que des papilles peuvent apparaître sur les pygidiums régénérés par des femelles âgées, présentant donc en raison de leur âge, un taux hormonal déjà très bas, nous permet de rejeter cette hypothèse : la chute brutale du taux d'hormone cérébrale ne serait donc pas responsable de l'apparition des papilles sur les pygidiums de Nereis femelles.

b) Hypothèse de l'inhibition femelle de la différenciation du caractère papilles pygidiales

Cette hypothèse découle des observations relatives à la diminution progressive du pouvoir de différenciation des papilles sur le pygidium des femelles en fonction de la progression de la maturation génitale ; nous enregistrons en effet 90 % de cas de différenciation de papilles pygidiales chez les femelles indifférenciées sexuellement au moment de la décérébration, 70 % et 57 % respectivement chez les femelles dont le diamètre ovocytaire est de 20-30 μ et 40 μ et 0 % pour les Nereis dont le diamètre ovocytaire

est supérieur ou égal à 50 μ . Il semble donc que l'inhibition de l'expression du caractère papille pygidiale s'installe dès le début de la maturation génitale. Ce processus est à rapprocher de l'influence des ovaires en cours de maturation et plus particulièrement pendant la vitellogénèse sur la différenciation des caractères sexuels somatiques mis en évidence chez d'autres Invertébrés tels que les Némertiens (BIERNE, 1968 et 1970 a et b), les Insectes (LAUGE, 1970 ; NAISSE, 1970) ou les Crustacés (cas des caractères temporaires : CHARNTAUX-COTTON, 1970 ; LEGRAND et JUCHAULT, 1970). Toutefois, dans tous ces cas l'ovaire assure la différenciation des caractères sexuels somatiques femelles alors que chez les Néréidiens il y a inhibition des caractères sexuels somatiques mâles au niveau du pygidium. D'autre part, chez les Néréidiens, l'inhibition femelle n'est plus capable de s'exercer sur des pygidiums fraîchement régénérés ; il semble donc qu'une imprégnation suffisante des tissus du pygidium par l'environnement femelle soit nécessaire pour assurer l'inhibition de l'expression de la rosette pygidiale.

Par contre, il est possible comme chez les Crustacés (CHARNTAUX-COTTON, 1954, 1957, 1970 ; LEGRAND, 1955, 1958 ; BALESSENT-MARQUET, 1964 ; LEGRAND et JUCHAULT, 1960 et 1970 ; JUCHAULT, 1966) de masculiniser même tardivement les Nereis femelles en les plaçant dans un environnement mâle soit par injection de contenu coelomique mâle ou greffe sur un mâle. Le milieu mâle permet donc de lever l'inhibition femelle de la différenciation des papilles pygidiales vraisemblablement en faisant intervenir un facteur "androgène" dont la nature et l'origine restent à déterminer. Toutefois, il convient de remarquer que contrairement aux Crustacés chez lesquels l'hormone androgène est indispensable à la différenciation des caractères mâles primaires et secondaires, chez les Néréidiens le facteur "androgène" n'interviendrait dans la différenciation des papilles pygidiales que pour s'opposer à l'inhibition exercée par le sexe femelle (à partir d'un diamètre ovocytaire de 50 μ) sur ce processus. En effet, chez les jeunes femelles (diamètre ovocytaire inférieur à 50 μ) le caractère papille pygidiale apparaît en l'absence de facteur "androgène" ; on peut donc penser que dans ce cas particulier et, à fortiori, chez les individus mâles, il y a autodifférenciation des papilles pygidiales.

Il apparaît donc que le milieu femelle exerce une action inhibitrice sur le mécanisme d'autodifférenciation des papilles pygidiales et que cette inhibition peut être annihilée par un facteur "androgène" existant dans le milieu mâle. Il est intéressant de signaler à ce propos l'existence d'une inhibition de la différenciation des papilles pygidiales chez les mâles de la race

sans épitoquie de P. culturière. Normalement, ces individus ne subissent aucune transformation hétéronéréidienne et en conséquence ne différencient pas de papilles pygidiales ; toutefois celles-ci peuvent apparaître sur des pygidiums de mâles régénérés peu de temps avant la maturation génitale (DURCHON, 1955). Des recherches complémentaires s'avèrent nécessaires pour préciser les modalités de cette action inhibitrice, notamment la durée d'imprégnation du pygidium par le milieu femelle nécessaire pour assurer l'inhibition et le rôle du facteur "androgène", et pour déterminer la nature et l'origine à la fois du facteur inhibiteur et du facteur "androgène".

En conclusion, l'étude expérimentale du déterminisme du dimorphisme sexuel des Néréidiens nous conduit à séparer les caractères des cirres parapo- diaux de ceux du pygidium bien que tous deux soient déterminés précocement.

Les caractères des cirres parapodiaux se signalent par la stabilité de leur détermination et de leur différenciation ; ils rappellent à ce titre les caractères sexuels des Insectes (LAUGE, 1970 a et b), d'Arachnides

(IHEUREUX, 1971) et de certains Crustacés (CHARNAUX-COTTON, 1970 ; DEMEUSY, 1970) ; une fois déterminés ces caractères s'expriment toujours conformément à la nature de leur détermination quelles que soient les conditions de leur

différenciation. Par contre, les caractères du pygidium opposent à cette sta- bilité une labilité dans la différenciation nécessitant l'intervention de

facteurs épigénétiques au même titre que les caractères sexuels des Amphipodes (CHARNAUX-COTTON, 1970) et Isopodes (LEGRAND et JUCHAUULT, 1970).

Ceci nous a conduit à considérer que le caractère papilles pygidiales est déterminé chez tous les individus, indépendamment de leur sexe ; inverse- ment la remarquable stabilité des caractères des cirres parapodiaux suggère que les caractères sexuels portés par ces formations non seulement échappent, dans les conditions de nos expériences, à tout contrôle épigénétique mais seraient déterminés en fonction du sexe génétique correspondant. Il faut

rappeler à ce propos que le dimorphisme des cirres parapodiaux s'exprime à la fois par la morphologie des formations concernées (orenelles, renflement)

mais aussi par leur répartition sur l'axe antéro-postérieur du corps. Chez le mâle, il existe des renflements sur les cirres parapodiaux dorsaux et ventraux des premiers segments du corps et des orenelles sur les cirres dorsaux de la région postérieure transformée. Par contre, chez la femelle, le nombre d'excroissances apparaissant sur les cirres est toujours beaucoup plus limité.

Les renflements concernent, par rapport au mâle, un nombre égal (P. cultrifera) ou inférieur de segments antérieurs (cas de N. pelagica) et, en outre, apparaissent toujours moins développés que chez les mâles. Les crénelures, par contre, n'apparaissent jamais. Or, nous avons pu constater histologiquement (chapitres I et II), les premiers indices de la formation de crénelures sur les cirres parapodiaux dorsaux postérieurs d'Heteronereis femelles ; néanmoins, nous n'avons jamais réussi à induire la morphogenèse de crénelures chez ces individus, ni d'ailleurs à l'abolir chez les mâles ; les mêmes constatations s'appliquent également aux renflements des cirres parapodiaux antérieurs. Tout se passe donc comme si la différenciation des cirres parapodiaux s'arrêtait plus tôt chez les femelles que chez les mâles. Une différence d'évolution de la différenciation se manifeste d'ailleurs aussi au niveau des transformations hétéronéréidiennes ; en effet, les modifications parapodiales caractéristiques de l'épitoque (lamelles et soies hétéronéréidiennes) sont toujours moins prononcées chez les femelles que chez les mâles (Pl. I, fig. c et d) et même absentes chez les femelles de certaines espèces (Leptonereis glauca, Perinereis (A.) tenuisetis).

Il est probable que cette différence entre sexe dans l'évolution des structures parapodiales, qu'elles soient liées au sexe ou non, réside dans leur constitution génique au même titre que les différences d'hétéronéréidation observées entre espèces différentes (DURCHON, 1965).

Cependant, si l'on peut considérer la détermination génique des caractères sexuels des cirres parapodiaux comme certaine et probablement primordiale, il nous semble prématuré de rejeter l'éventualité de l'existence d'un relais épigénétique de nature hormonale entre la commande génique initiale et l'effecteur ; dans cette hypothèse, un tel relais déterminerait la compétence des cellules des cirres parapodiaux (et des segments) à répondre ultérieurement à la levée de l'inhibition cérébrale. En effet, il ne nous a pas été possible d'intervenir expérimentalement chez les Nereis ayant moins de deux mois. Sans doute, la connaissance du contexte sérologique de ces individus serait d'un grand intérêt dans la recherche d'un éventuel facteur épigénétique, mais non déterminante ; en particulier, il n'est pas prouvé que l'on puisse déceler chez ces Nereis complètement indifférenciées sexuellement des différences entre individus comme on a pu le montrer entre sexes différents d'un certain nombre de groupes d'animaux tels que des Poissons (DRILHON et col., 1962 ; FINE et col., 1964) ; des Amphibiens (HUCHON et col., 1968), Insectes (FOX, 1959 ; TELFER, 1953 ; STEPHEN et col., 1957 ; LAUFER, 1960), Crustacés (MEUSY et col., 1970 ;

LEGRAND et JUCHAULT, 1970). D'autre part, une différence sérologique entre individus pourrait être sans rapport avec la détermination des caractères sexuels des cirres parapodiaux. Néanmoins, ce procédé représente une approche du problème non négligeable. La réalisation expérimentale d'inversions sexuelles précoces plus ou moins complètes par chocs thermiques obtenues déjà dans d'autres groupes d'Invertébrés (BERGERARD, 1961 a et b ; LAUGE, 1970 a et b ; RELEXANS, 1970) apporterait aussi vraisemblablement de sérieux renseignements. Mais il est probable que nous nous heurtions là aussi à une autre forme de la stabilité de la détermination sexuelle : celle concernant le germe.

BIBLIOGRAPHIE

A

- 1 ABELOOS M., 1932 - La régénération et les problèmes de la morphogenèse. Gauthier-Villars ed., Paris, 253 pages.
- 2 ABELOOS M., 1955 - Le problème morphogénétique dans la régénération des Annelides Polychètes. Bull. Soc. Zool. Fr., 80, 228-256.
- 3 AGASSIZ A., 1862 - On alternate generation in Annelids, and the embryology of Autolytus cornutus. Journ. Boston Soc. Nat. Hist., 7, 392.
- 4 ALLEN M.J., 1957 - The breeding habits of polychaetous annelids near Parguera, Puerto Rico. Biol. Bull., Woods Hole, 113, 49-57.
- 5 ANDRES K.H., 1966 - Der Feinbau der Regio olfactoria von Makrosmatikern. Z. Zellforsch., 69, 140-154.
- 6 ARONSON L.R., 1957 - Reproductive and parental behavior. The physiology of fishes, Brown M.E. ed., Londres, 2, 271-304.

B

- 7 BALESSENT-MARQUET M.L., 1964 - Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'Asellus aquaticus Linné (Crustacé Isopode). Thèse de Doctorat Etat, Nancy.
- 8 BANNISTER L.H., 1965 - The fine structure of the olfactory surface of teleostan fishes. Quart. J. micr. Sci., 106, 333-342.
- 9 BARBER V.C. et WRIGHT D.E., 1969 - The fine structure of the sense organs of the Cephalopod Mollusc Nautilus. Z. Zellforsch., 102, 293-312.
- 10 BARBIERI F.D. and VILLECO E.I., 1966 - A fertilizin-like substance in the egg jelly of the toad Bufo arenarum. Arch. Zool. Ital., 51, 227-237.
- 11 BARNES M.M., PETERSON D.M., O'CONNOR J.J., 1966 - Sex pheromone gland in the female codling moth Carpocapsa pomonella (Lepidoptera = Olethreuti-dae). Ann. entomol. Soc. Amer., 59, n° 4, 732-734.

- 12 BERJON J.J., 1965 - Application de la culture organotypique sur milieux artificiels à la discrimination des fonctions endocrines des ganglions cérébroïdes du Lombricien Eisenia foetida (Sav.). C.R. Acad. Sci. Fr., 260, 6212-6214.
- 13 BERGERARD J., 1961 a - Intersexualité expérimentale chez Carausius morosus Br. (Phasmidae). Bull. biol. Fr. Belg., 95, 273-300.
- 14 BERGERARD J., 1961 b - Analyse de la période sensible à la température pour la différenciation sexuelle de Carausius morosus Br. (Phasmidae). C.R. Acad. Sc. Fr., 253, 2149-2151.
- 15 BIERNE J., 1962 - La régénération des gonades chez la Némerte Lineus ruber Müller. C.R. Acad. Sci. Fr., 255, 185-187.
- 16 BIERNE J., 1964 - Maturation sexuelle anticipée par décapitation de la femelle chez l'Hétéronémerte Lineus ruber Müller. C.R. Acad. Sci. Fr., 259, 4841-4843.
- 17 BIERNE J., 1967 - Sur le contrôle endocrinien de la différenciation du sexe chez la Némerte Lineus ruber Müller. La masculinisation des ovaires des chimères hétérosexuées. C.R. Acad. Sci. Fr., 265, 447-450.
- 18 BIERNE J., 1968 - Facteur androgène et différenciation du sexe chez la Némerte Lineus ruber Müller. L'effet "free-martin" dans la parabiose hétérosexuée. C.R. Acad. Sci. Fr., 267, 1646-1648.
- 19 BIERNE J., 1970 a - Recherches sur la différenciation sexuelle au cours de l'ontogenèse et de la régénération chez le Némertien Lineus ruber (Müller). Thèse Doctorat Etat, Faculté des Sciences de l'Université de Reims.
- 20 BIERNE J., 1970 b - Aspects expérimentaux de la différenciation sexuelle chez Lineus ruber (Hétéronémertes). Bull. Soc. Zool. Fr., 95, n° 3, 529-543.
- 21 BLOOM G., 1954 - Studies on the olfactory epithelium of the frog and the toad with the aid of light and electron microscopy. Z. Zellforsch. 41, 89-100.

- 22 BOILLY B., 1962 - Origine des cellules dans la régénération postérieure de Syllis amica Quatrefages (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Fr., 255, 2198-2200.
- 23 BOILLY B., 1966 - Etude au microscope électronique de la cuticule de Syllis amica Quatrefages (Annélide Polychète). J. Microscopie, 5, 33 a.
- 24 BOILLY B., 1967 - Contribution à l'étude ultrastructurale de la cuticule épidermique et pharyngienne chez une Annélide Polychète (Syllis amica Quatrefages). J. Microscopie, 6, 469-484.
- 25 BOILLY B., 1968 a - Contribution à l'étude de l'origine des cellules de régénération chez les Annélides Polychètes. Thèse Doctorat Etat, Faculté des Sciences de Lille.
- 26 BOILLY B., 1968 b - Ultrastructure de la cuticule des Annélides. 2ème Thèse de Doctorat Etat, Faculté des Sciences de Lille.
- 27 BOILLY B., 1968 c - Nature des formations tubulaires épicuticulaires de Syllis amica Q. (Annélide Polychète). J. Microscopie, 7, 931-934.
- 28 BOILLY B., 1968 d - Origine des cellules de régénération de Aricia foetida Clap. (Annélide Polychète). Arch. Anat. Micr., 57, 297-308.
- 29 BOILLY B., 1969 a - Origine des cellules régénératrices chez Nereis diversicolor O.F. Müller (Annélide Polychète). Roux'Archiv, 162, 286-305.
- 30 BOILLY B., 1969 b - Recherches expérimentales sur la nature du tissu à l'origine des cellules régénératrices mésodermiques chez l'Annélide Polychète Syllis amica Quatrefages. I. Utilisation des rayons X. Ann. Embr. Morph., 2, 191-214.
- 31 BOILLY B., 1970 - Présence de collagène dans le proventricule des Syllidiens (Annélides Polychètes). Z. Zellforsch., 103, 265-281.
- 32 BOILLY B., 1971 - Mode d'action du cerveau sur la régénération caudale de N. diversicolor O.F. M. (Annélide Polychète). Sous presse.

- 33 BOILLY-MARER Y., 1962 - Inhibition des transformations hétéronéréidiennes par le cerveau d'espèces sans épitoque (Néréidiens, Annélides Polychètes). C.R. Acad. Sci. Fr., 254, 2830-2832.
- 34 BOILLY-MARER Y., 1966 a - Contribution à l'étude des cirres parapodiaux dorsaux des formes épitoques chez Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Fr., 262, 2052-2054.
- 35 BOILLY-MARER Y., 1966 b - Etude ultrastructurale des modifications hétéronéréidiennes des cirres parapodiaux chez Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Fr., 263, 142-144.
- 36 BOILLY-MARER Y., 1967 - Contribution à l'étude du déterminisme de l'émission des produits génitaux chez un Néréidien (Platynereis dumerilii Aud. et M. Edw., Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Fr., 264, 2200-2202.
- 37 BOILLY-MARER Y., 1968 - Sur le rôle chimiorécepteur des cirres parapodiaux hétéronéréidiens de Platynereis dumerilii Aud. et M. Edw. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Fr., 266, 1583-1585.
- 38 BOILLY-MARER Y., 1969 a - Isolement de la substance responsable du déclenchement de la danse nuptiale et de l'émission des produits sexuels chez Platynereis dumerilii Aud. et M. Edw. (Annélide Polychète). Premiers résultats. C.R. Acad. Sci. Fr., 268, 93-96.
- 39 BOILLY-MARER Y., 1969 b - Recherches expérimentales sur la danse nuptiale de Platynereis dumerilii Audouin et Milne Edwards (Annélide Polychète). Origine et modalités d'action de la substance excitatrice. Cah. Biol. Mar., 10, 255-269.
- 40 BOILLY-MARER Y., 1969 c - Induction expérimentale de parapodes surnuméraires chez l'Annélide Polychète Nereis pelagica L. C.R. Acad. Sci. Fr., 268, 1300-1302.
- 41 BOILLY-MARER Y., 1969 d - Rôle des produits génitaux dans la différenciation des caractères sexuels secondaires chez quelques Néréidiens. C.R. Acad. Sci. Fr., 268, 2071-2073.

- 42 BOILLY-MARER Y., 1969 e - Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez Nereis pelagica L. C.R. Acad. Sci. Fr., 268, 2462-2464.
- 43 BOILLY-MARER Y., 1970 a - Sur la précocité du déterminisme des caractères sexuels secondaires chez Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Fr., 270, 2027-2030.
- 44 BOILLY-MARER Y., 1971 a - Néoformation de parapodes surnuméraires par greffe hétérologue de paroi de corps chez Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Fr., 272, 79-82.
- 45 BOILLY-MARER Y., 1971 b - Rôle du système nerveux parapodial dans l'induction de parapodes surnuméraires par greffes hétérologues chez Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Fr., 272, 261-264.
- 46 BRADY U.E. et SMITHWICK E.B., 1968 - Production and release of sex attractant by the female Indian meal moth Plodia interpunctella. Ann. Ent. Soc. Am., 61, n° 5, 1260-1265.
- 47 BROKELMANN Y. et FISCHER A., 1966 - Uber die cuticula von Platynereis dumerilii (Polychaeta). Z. Zellforsch., 70, 131-135.
- 48 BRONSHTEIN A.A. et PYATKINA G.A., 1968 - Ultrastructural organization of the olfactory organ in the tortoise, Testudo horsfieldi. Revue d'évol. biochem. et physiol., 4, n° 5, 449-456.
- 49 BRONSHTEIN A.A. et PYATKINA G.A., 1969 - Electronmicroscopic studies on the localization of sodium ions in the olfactory organ of the frog, Rana temporaria. Revue d'évol. biochem. et physiol., 5, n° 3, 274-278.
- 50 BROWN H.E. et BEIDLER L.M., 1966 - The fine structure of the olfactory tissue in the black vulture. Fed. Proc., 25, n° 2.
- 51 BUTLER C.G., 1967 - Insect pheromones. Biol. Rev., 42, 42-87.

C

- 52 CHAET A.B., 1966 - The gamete-shedding substances of starfishes : A physiological-Biochemical Study. Am. Zool., 6, n° 2, 263-271.
- 53 CHAPMAN G., TAYLOR A.G., 1968 - Uptake of organic solutes by Nereis virens. Nature, 217, 763-764.
- 54 CHARNIAUX-COTTON H., 1954 - Découverte chez un Crustacé Amphipode (Orchestia gammarella) d'une glande endocrine responsable de la différenciation des caractères sexuels primaires et secondaires mâles. C.R. Acad. Sci., Fr., 239, 780-781.
- 55 CHARNIAUX-COTTON H., 1957 - Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'Orchestia gammarella Pallas, Crustacé Amphipode. Ann. Sci. nat. Zool. Biol. Ani., 19, 411-559.
- 56 CHARNIAUX-COTTON H., 1959 - Masculinisation des femelles de la Crevette à hermaphrodisme protérandrique Lysmata seticaudata, par greffe de glandes androgènes. Interprétation de l'hermaphrodisme chez les Décapodes. Note préliminaire. C.R. Acad. Sci. Fr., 249, 1580-1582.
- 57 CHARNIAUX-COTTON H., 1961 - La croissance et la morphogenèse des caractères sexuels des Crustacés supérieurs et l'hormone androgène. Bull. Soc. Zool. Fr., 86, 484-499.
- 58 CHARNIAUX-COTTON H., 1970 - Sexualité et activité génitale mâle chez les Crustacés supérieurs. Bull. Soc. Zool. Fr., 95, n° 3, 565-594.
- 59 CHARNIAUX-COTTON H., ZERBIB C., MEUSY J.J., 1966 - Monographie de la glande androgène des Crustacés supérieurs. Crustaceana, 10, 113-136.
- 60 CHOQUET M., 1962 - Effet inhibiteur de l'hormone cérébrale sur l'évolution des cellules sexuelles chez Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). C.R. Soc. Biol., 156, n° 6, 1112-1114.
- 61 COIMBRA A. et LEBLOND C.P., 1966 - Sites of glycogen synthesis in rat liver cells as shown by electron microscope radioautography after administration of glucose- H^3 . J. Cell Biol., 30, 151-175.

D

- 62 DASTOLI F.R., LOPIEKES D.V., PRICE S., 1968 - A sweet-sensitive protein from bovine taste buds. Purification and partial characterization. *Biochemistry, U.S.A.*, 7, 1160-1164.
- 63 DASTOLI F.R., LOPIEKES D.V. et DOIG A.R., 1968 - Bitter-sensitive protein from Porcine taste buds. *Nature*, 218, 884-885.
- 64 DEFRETIN R., 1949 - Recherches sur la musculature des Néréidiens au cours de l'épitoque, sur les glandes parapodiales et sur la spermiogénèse. *Ann. Inst. Océan.*, 24, 117-257.
- 65 DEFRETIN R. et WISSOCQ J.C., 1969 - La musculature longitudinale dorsale et ventrale des Nereis irrorata Malmgren (Annélides Polychètes) atouques et épitoques. *C.R. Acad. Sci. Fr.*, 269, 2117-2120.
- 66 DE LORENZO A.J., 1957 - Electron microscope observations of the olfactory mucosa and olfactory nerve. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 3, 839-850.
- 67 DEMAL J. et GILLOTEAUX J., 1966 - Application de la méthode de fixation-coloration de Maillet à certains Invertébrés. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 97, 1-7.
- 68 DE MAN J.C.H. et BLOCK A.P.R., 1966 - Relationship between glycogen and agranular endoplasmic reticulum in rat hepatic cells. *J. Histochem. Cytochem.*, 14, 135-146.
- 69 DEMEUSY N., 1960 - Différenciation des voies génitales mâles du Crabe Carcinus maenas Linné. Rôle des pédoncules oculaires. *Cah. Biol. mar. Fr.*, 1, 259-278.
- 70 DHAINAUT A., 1970 a - Etude cytochimique et ultrastructurale de l'évolution ovocytaire de Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). I. Ovogénèse naturelle. *Z. Zellforsch.*, 104, 375-389.
- 71 DHAINAUT A., 1970 b - Etude cytochimique et ultrastructurale de l'évolution ovocytaire de Nereis pelagica L. II. Evolution expérimentale en l'absence d'hormone cérébrale. *Z. Zellforsch.*, 104, 390-404.

- 72 DHAINAUT A. et PORCHET M., 1967 - Evolution ovocytaire en l'absence d'hormone chez Perinereis cultrifera (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Fr., 230, 2236-2237.
- 73 DHAINAUT-COURTOIS N., 1970 - Contribution à l'étude morphologique des processus sécrétoires dans le système nerveux central et au niveau de la glande infracérébrale des Nereidae (Annélides Polychètes). Thèse Doctorat Etat, Faculté des Sciences de Lille.
- 74 DHAINAUT-COURTOIS N. et WAREMBOURG M., 1969 - Etude ultrastructurale des neurones de la chaîne nerveuse de Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). Z. Zellforsch., 97, 260-273.
- 75 DORSETT D.A., 1964 - The sensory and motor innervation of Nereis. Proc. roy. Soc. B, 159, 652-667.
- 76 DORSETT D.A. et HYDE R. , 1969 - The fine structure of the compound sense organs on the cirri of Nereis diversicolor. Z. Zellforsch., 97, 512-527.
- 77 DRILLON A., BOFFA G.A. et FINE J.M., 1962 - Nouvelles données sur l'hétérogénéité dimensionnelle et immunologique des protéines sériques de l'Anguille. C.R. Acad. Sci. Fr., 255, 2855-2857.
- 78 DURCHON M., 1949 - Inhibition de l'épitoque par le prostomium chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). C.R. Acad. Sc. Fr., 229, 81-82.
- 79 DURCHON M., 1952 - Recherches expérimentales sur deux aspects de la reproduction chez les Annélides Polychètes : l'épitoque et la stolonisation. Ann. Sc. nat., Zool. Bio. ani., 14, 117-206.
- 80 DURCHON M., 1955 - Sur le polymorphisme présenté par quelques Néréidiens (Annélides Polychètes) au moment de la reproduction. Bull. Soc. Hist. nat. Af. N., 47, 180-194.
- 81 DURCHON M., 1960 - Homogreffes chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). C.R. Soc. Biol., 154, 2082-2084.

- 82 DURCHON M., 1962 - Induction et inhibition expérimentale de l'épitoque par homogreffes chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). Bull. Soc. Zool. Fr., 87, 575-582.
- 83 DURCHON M., 1965 - Sur l'évolution phylogénétique et ontogénétique de l'épitoque chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). Zool. Jb. Syst., 92, 1-12.
- 84 DURCHON M., 1967 - Rôle du système nerveux dans la régénération chez les Annélides. Bull. Soc. Zool. Fr., 92, 319-331.
- 85 DURCHON M., 1970 - Déterminisme endocrine de la maturation sexuelle chez les Annélides Polychètes. Bull. Soc. Zool. Fr., 95, n° 3, 489-509.
- 86 DURCHON M. et PORCHET M., 1970 - Dosage de l'activité endocrine cérébrale au cours du cycle génital femelle chez Nereis diversicolor O.F. Müller (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sc. Fr., 270, 1689-1691.
- 87 DURCHON M. et PORCHET M., 1970 - Premières données quantitatives sur l'activité endocrine du cerveau de Néréidiens au cours de leur cycle sexuel. Gen. comp. Endocrinol., U.S.A., sous presse.
- 88 DURCHON M. et WISSOCQ J.C., 1964 - Contribution à l'étude de la stolonisation chez les Syllidiens (Annélides Polychètes). II. Autolytinae. Ann. Sci. nat. Zool. Biol. ani., 12e série, 6, 159-212.

E

- 89 EAKIN R.M. et WESTFALL J.A., 1964 - Further observations on the fine structure of some Invertebrate eyes. Z. Zellforsch., 62, 310-332.
- 90 EGGERT B., 1931 - Die Geschlechtsorgane der Gobiiformes. Z. wiss. Zool., 193, 249.
- 91 EISIG H., 1887 - Die Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora d. Golf. v. Neapel, 16, Berlin.

F

- 92 FAGE L., 1924 - Sur quelques Néréidiens à métamorphose incomplète. Bull. Soc. Zool. Fr., 49, 46-58.
- 93 FAGE L. et LEGENDRE R., 1927 - Pêches planctoniques à la lumière effectuées à Banyuls-sur-Mer et à Concarneau. I. Annélides Polychètes. Arch. Zool. exper. gén., 67, 23-222.
- 94 FARQHAR M.G. et PALADE G.E., 1963 - Junctional complex in various epithelia. J. Cell Biol., 17, 375-412.
- 95 FAUVEL P., 1911 - Annélides polychètes du Golfe persique recueillis par M.N. Bogoryawlensky. Arch. Zool. exper. gén., 5e série, 6, 353-439.
- 96 FAUVEL P., 1915 - Polychètes pélagiques nouvelles des campagnes de la Princesse-Alice. Bull. Inst. Océan., n° 305, 1-11.
- 97 FAUVEL P., 1916 - Annélides Polychètes pélagiques. Résult. Scien. Camp. Prince Albert 1er de Monaco, 48, 1-152.
- 98 FAUVEL P., 1923 - Polychètes errantes. Faune de France, fasc. 5, Lechevalier ed., Paris.
- 99 FAUVEL P., 1959 - Classe des Annélides Polychètes. Annelida Polychaeta (Grube, 1851). In P.P. Grassé "Traité de Zoologie", Masson et Cie ed., Paris, 5, 1er fasc., 13-196.
- 100 FINE J.M. et DRILHON A., 1964 - Etude électrophorétique et immunologique des protéines sériques de quelques espèces de Salmonidés. C.R. Soc. Biol., 158, 1307-1310.
- 101 FOX A.S., 1959 - Genetic determination of sex specific antigens. J. Nat. Cancer Inst., 23, 1297-1311.
- 102 FRISCH D., 1964 - Ultrastructural observations of the mouse nasal and olfactory mucosa. Anat. Rec., 148, 283.

- 103 FRISCH D., 1967 - Ultrastructure of mouse olfactory mucosa. *Am. J. Anat.*, 121, n° 1, 87-95.

G

- 104 GANDOLFI G., 1969 - A chemical sex attractant in the guppy Pocilia reticulata Peters (Pisces, Pociliidae). *Monit. Zool. ital.*, 3, n° 2, 89-98.
- 105 GASSER H.S., 1956 - Olfactory nerve fibers. *J. Gen. Physiol.*, 39, 473-498.
- 106 GAUTHIER G.F. et PADYKULA H.A., 1966 - Cytological studies of fiber types in skeletal muscles. A comparative study of the mammalian diaphragm. *J. Cell Biol.*, 28, 333-354.
- 107 GEIGY R. et WALL M., 1968 - Über eine Tergaldrüse der Termiten Kaloterme flavicollis (Fabr.). *Acta trop., Suisse*, 25, n° 3, 271-272.
- 108 GEORGE J.A., 1965 - Sex pheromone on the oriental fruit moth Grapholitha molesta (Busck) (Lepidoptera : Tortricidae). *Canad. Entomol.*, 97, n° 9, 1002-7.
- 109 GERSCH M. et WOHLRABE K., 1965 - Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Neurosekretion und Regeneration bei Enchytraeus. *Zool. Jb. Physiol.*, 71, 393-413.
- 110 GIDHOLM L., 1963 - The sexual organs in the budding form of Autolytus (Syllidae, Polychaeta). *Zool. Bidrag Uppsala*, 35, 529-543.
- 111 GIDHOLM L., 1965 - On the morphology of the sexual stages, mating and egg-laying in Autolytus (Polychaeta). *Zool. Bidrag. Uppsala*, 37, 1-44.
- 112 GRAVIER Ch., 1923 - La ponte et l'incubation chez les Annélides Polychètes. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 10e ser., 6, 152-247.
- 113 GRAVIER Ch. et DANTAN J.L., 1925 - Sur une forme hétéronéréidienne femelle (Leptonereis glauca) et le dimorphisme sexuel chez les Néréidiens. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 31, 150-153.

- 114 GRAVIER Ch. et DANTAN J.L., 1928 - Pêches nocturnes à la lumière dans la baie d'Alger. Ann. Inst. Océan. Monaco, 5, fasc. 1, 1-186.
- 115 GRAZIADEI P., 1964 - Electron microscopy of some primary receptors in the sucker of Octopus vulgaris. Z. Zellforsch., 64, 510-522.
- 116 GRAZIADEI P., 1965 - Electron microscopic observations on the olfactory mucosa of the Cat. Experientia, 21, 274-275.
- 117 GRAZIADEI P., 1966 a - Osservazioni al microscopio elettronico sulla mucosa olfattiva di Rana. R. Acc. Naz. Lincei, 40, 907-911.
- 118 GRAZIADEI P., 1966 b - Electron microscopic observations of the olfactory mucosa of the Mole. J. Zool., 149, 89-94.
- 119 GRAZIADEI P. et BANNISTER L.H., 1967 - Some observations on the fine structure of the olfactory epithelium in the domestic Duck. Z. Zellforsch., 80, 220-228.

H

- 120 HARDEE D.D., MITCHELL E.B. et HUDDLESTON P.M., 1966 - Chemoreception of attractants from the cotton plant by boll weevils, Autonomous graudis (Coleoptera : Curculionidae). Ann. ent. Soc. Am., 59, n° 4, 867-868.
- 121 HAUENSCHILD C., 1955 - Photoperiodizität als Ursache des von der Mondphase abhängigen Metamorphose. Rhythmus bei dem Polychaeten Platynereis dumerilii. Z. Naturforsch., Dtsch., 1, 658-662.
- 122 HAUENSCHILD C., 1960 - Lunar periodicity. Cold Spring Symposia, Quant. Biol., 25, 491-497.
- 123 HAUENSCHILD C., 1966 - Der hormonale Einfluss des Gehirns auf die sexuelle Entwicklung bei dem Polychaeten Platynereis dumerilii. Gen. comp. Endocrinol., U.S.A., 6, 26-73.
- 124 ^{EN}HAUENSCHILD A. et HAUENSCHILD C., 1951 - Untersuchungen über die stoffliche Koordination des Paarung des Polychäten Grubea clavata. Zool. Jahrb., 62, 429-440.

- 125 HEMPELMANN F., 1911 - Zur Naturgeschichte von Nereis dumerilii Aud. et Edw.. Zoologica, (Stuttgart), 25, 1-135.
- 126 HENNEMAN E. et OLSON C.B., 1965 - Relations between structure und function in the design of skeletal muscles. J. Neurophysiol., 28, 581-598.
- 127 HERLIANT-MEEWIS H., 1956-57 - Reproduction et neurosécrétion chez Eisenia foetida (Sav.). Ann. Soc. Roy. Zool. Belg., 87, 151-183.
- 128 HERPIN R., 1923 a - Sur les relations sexuelles chez Perinereis cultrifera G. C.R. Acad. Sc. Fr., 176, 417-420.
- 129 HERPIN R., 1923 b - Comparaison entre le comportement sexuel de quelques Néréidiens des côtes de la Manche. C.R. Acad. Sci. Fr., 176, 536-539.
- 130 HERPIN R., 1925-26 - Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques Annélides Polychètes. Bull. Soc. Sc. nat. O. France, 4e ser., 5, 1-250.
- 131 HERPIN R., 1928 - Etude sur les essaimages des Annélides Polychètes. Bull. Biol. Fr. Belg., 62, 309-376.
- 132 HERPIN R., 1929 - Etude sur les essaimages des Annélides Polychètes. Note complémentaire. Bull. Biol. Fr. Belg., 63, 85-94.
- 133 HEUSON-STIENNON J.A. et DROCHMANS P., 1967 - Morphogenèse de la cellule musculaire striée, étudiée au microscope électronique. II. Localisation et structure du glycogène. J. Microscopie, 6, 639-656.
- 134 HODGSON E.S., 1964 - The Physiology of Insecta, M. Rockstein, ed. Londres, in Chemoreception, 1, 363-396.
- 135 HOFMANN D.K., 1964 - Zum Mechanismus der Ei-und Spermaalegabe bei dem Polychaeten Platynereis dumerilii (Audouin et Milne-Edwards). Verhandl. Deutsch. Zool. Gesell. in Kiel, 203-212.
- 136 HORRIDGE G.A., 1963 - Proprioceptors, bristle receptors, efferent sensory impulses, neurofibrils and number of axons in the parapodial nerve of the polychaete, Harmothoe. Proc. roy. Soc. B, 157, 199-222.

- 137 HUET M., 1967 - Etude expérimentale du rôle du système nerveux dans la régénération du bras de l'étoile de mer Asterina gibbosa (Penn). Echinoderme Astéride. Bull. Soc. Zool. Fr., 92, 641-645.

J

- 138 JACOBSON M., LILLY C.E. et HARDING C., 1968 - Sex attractant of sugar beet wireworm. Identification and biological activity. Science, 159, n° 3811, 208-210.
- 139 JACOBSON M., TOBA H.H., DE BOLT J., 1968 - Insect sex attractants. VIII. Structure activity relationships in sex attractant for male cabbage loopers. J. econ. Ent., 61, n° 1, 84-85.
- 140 JOHNSON M.W., 1943 - Studies on the life history of the marine annelid Nereis vexillosa. Biol. Bull., Woods Hole, 84, 106-114.
- 141 JONES A.L. et FAWCETT D.W., 1966 - Hypertrophy of the agranular endoplasmic reticulum in hamster liver induced by phenobarbital (with a review on the functions of this organelle in liver). J. Histochem. Cytochem., 14, 215-232.
- 142 JOURDAN E., 1887 - Structure histologique des téguments et des appendices sensitifs de l'Hermione hystrix et du Polynoë grubiana. Arch. Zool. exp. gén., 5, 91-122.
- 143 JOURDAN E., 1892 - Etude sur les épithéliums sensitifs de quelques Vers annelés. Ann. Sci. Nat., 7, Ser. 13, 227-257.
- 144 JUCHAULT P., 1966 - Contribution à l'étude de la différenciation sexuelle mâle chez les Crustacés Isopodes. Thèse Doctorat Etat, Faculté des Sciences de Poitiers.
- 145 JUCHAULT P., BESSE G., LEGRAND J.J. et MOCQUARD J.P., 1969 - Analyse des contrôles multiples exercés par le protocérébron de Ligia oceanica L. Contrôle de la physiologie sexuelle mâle. C.R. Acad. Sci. Fr., 268, 2605-2607.

- 146 JUST E.E., 1929 - Breeding habits of Nereis dumerilii at Naples. Biol. Bull., Woods Hole, 57, 307-310.

K

- 147 KANATANI H., 1969 - Mechanism of Starfish Spawning : Action of Neural substance on the isolated ovary. Gen. and Comp. Endocrinology, 2, 582-589.
- 148 KARLSON P. et LUSCHER M., 1959 - "Pheromones" a new term for a class of biologically active substances. Nature, 183, n° 4653, 55-56.
- 149 KARLSON P., 1960 - Pheromones. Ergebn. Biol., 22, 212-225.
- 150 KEYS R.E. et MILLS R.B., 1968 - Demonstration and extraction of a sex attractant from female Angoumois grain moths. J. econ. Entomol., U.S.A., 61, n° 1, 46-49.
- 151 KISSELEVA M.I., 1957 - Périodicité lunaire dans l'essaimage des formes hétéronériennes de Platynereis dumerilii (Aud. et Edw.) et de Nereis zonata Malmgren dans la mer Noire. Mémoires de l'Ac. de Sci. de l'U.R.S.S., 117, n° 4, 713-716.
- 152 KOPEC S., 1922 - Physiological self differentiation of the wing-germs grafted on caterpillars of the opposite sex . J. exper. Zool., U.S.A., 36, 469-475.
- 153 KOVACHE A., 1969 - Le bombycol et le gyptol substances attractives sexuelles sécrétées par les femelles de certains Lépidoptères. Alexanor Fr., 6, n° 2, 82-84.
- 154 KUGLER J.H., 1967 - Correlation of the glycogen concentration in rat liver and the appearance of glycogen and agranular endoplasmic reticulum. J. Royal Micr. Soc., 86, 285-296.

L

- 155 LANGDON F.E., 1900 - The sense organs of Nereis virens. Sars. J. Comp. Neurol., 10, 1-77.
- 156 LAUFER H., 1960 - Blood proteins in insect development. Ann. N.Y. Acad. Sci., 89, 490-515.
- 157 LAUGE G., 1970 a - Relations entre le déterminisme génétique du sexe et le contrôle hormonal de sa différenciation chez les Arthropodes. Comparaison avec les Vertébrés. Ann. Biol., 9, 3-4, 189-230.
- 158 LAUGE G., 1970 b - Problèmes posés par les Insectes concernant la différenciation du sexe. Bull. Soc. Zool. Fr., 95, n° 3, 363-377.
- 159 LAVENSEAU L., 1970 - Développement et différenciation des ébauches alaires de Lymantria dispar L. (Lépidoptère) après leur transplantation sur des chenilles de sexe opposé. C.R. Acad. Sci. Fr., 270, 638-640.
- 160 LAWRY J., 1967 - Structure and function of the parapodial cirri of the polynoid polychaete, Harmothoë. Z. Zellforsch., 82, 345-361.
- 161 LEAHY M.G., 1967 - Non-specificity of the male factor enhancing egg-laying in Diptera. J. Insect Physiol., G.B., 13, n° 8, 1283-1292.
- 162 LEFEUVRE J.C., 1969 - Recherches sur la morphogenèse et le polymorphisme alaire des Blatteria. Thèse Doctorat d'Etat, Faculté des Sciences, Rennes.
- 163 LEGRAND J.J., 1955 - Rôle endocrinien du tissu nourricier dans le testicule des Crustacés Isopodes terrestres. C.R. Acad. Sci. Fr., 240, 120-122.
- 164 LEGRAND J.J., 1955 - Rôle endocrinien de l'ovaire dans la différenciation des oostégites chez les Crustacés Isopodes terrestres. C.R. Acad. Sci. Fr., 241, 1083-1087.
- 165 LEGRAND J.J., 1958 - Mise en évidence histologique et expérimentale d'un tissu androgène chez les Oniscoïdes. C.R. Acad. Sci. Fr., 247, 1238-1241.

- 166 LEGRAND J.J., JUCHAULT P., MCCQUARD J.P. et NOULIN G., 1968 - Contribution à l'étude du contrôle neurohumoral de la physiologie sexuelle mâle chez les Crustacés Isopodes terrestres. *Ann. Embryol. Morphol. Fr.*, 1, 95-105.
- 167 LEGRAND J.J. et JUCHAULT P., 1970 - Contrôle de la sexualité chez les Crustacés Isopodes gonochoriques et hermaphrodites. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 95, n° 3, 551-563.
- 168 LHEUREUX E., 1971 - Détermination précoce du caractère sexuel mâle du pédipalpe chez l'Araignée Tegenaria saeva Bl., *C.R. Acad. Sci. Fr.*, 272, 2188-2190.
- 169 LEMAIRE J., 1971 - Etude du développement embryonnaire de Sepia officinalis L. (Mollusque Céphalopode). Thèse de 3ème Cycle, Université de Lille I.
- 170 LEMAIRE J. et RICHARD A., 1970 - Evolution embryonnaire de l'appareil génital : différenciation du sexe chez Sepia officinalis L. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 95, n° 3, 475-478.
- 171 LEVINSON H.Z. et BARRIAN A.R., 1967 - Function and properties of an assembling scent in the klapra beetle Trogoderma granarium. *Riv. Parasitol. Ital.*, 28, n° 1, 27-42.
- 172 LILLIE F.R. and JUST E.E., 1913 - Breeding habits of the heteronereis form of Nereis limbata at Woods Hole, Mass. *Biol. Bull., Woods Hole*, 24, 147-160.
- 173 LISON L., 1960 - *Histochimie et cytochimie animales. Principes et méthodes.* Gauthiers-Villars éd., Paris.
- 174 LUFT J.H., 1961 - Improvements in epoxy resin embedding methods. *J. Biophys. Biochem. Cytol.*, 9, 409-414.
- M
- 175 MAILLET M., 1959 - Modification de la technique de Champy au tétra-oxyde d'osmium-iodure de potassium. Résultats de son application à l'étude des fibres nerveuses. *C.R. Soc. Biol.*, 153, 939-940.

- 176 MALAQUIN A., 1893 - Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, anatomie, reproduction, développement. Mem. Soc. Sci. Arts, Lille. 4e ser., 18, 1-477.
- 177 MANNING A., 1967 - Antennae and sexual receptivity in Drosophila melanogaster females. Science, 158, n° 3797, 136-137.
- 178 MELLGREN S.I. et MATHISEN J.S., 1966 - Oxidative enzymes glycogen and lipid in striated muscle. A histochemical study in the Atlantic hagfish (Myxine glutinosa L.). Z. Zellforsch., 71, 169-188.
- 179 MEUSY J.J., GINSBURGER-VOGEL T., CHARNIAUX-COTTON H. et CROISILLE Y., 1970 - Recherche par électrophorèse de la "fraction protéique femelle" dans l'hémolymphe des femelles d'Orchestia gammarella P. (Crustacé Amphipode) masculinisées par greffe d'une glande androgène. C.R. Acad. Sci. Fr., 270, 1385-1387.
- 180 MILLER T., JEFFERSON R.N. et THOMSON W.W., 1967 - Sex pheromones of noctuid moths. XI. The ultrastructure of the apical region of cells of the female sex pheromone gland of Trichoplusiani. Ann. ent. Soc. Am., 60, n° 3, 707-708.
- 181 MILLONIG G., 1962 - Further observations on a phosphate buffer for osmium solution in fixation. Fifth Intern. Cong. Elect. Micr., Philadelphia Acad. Press ed., New York, 2, 8.
- 182 MILLONIG G. et PORTER K.R., 1960 - Structural elements of rat liver cells involved in glycogen metabolism. Proc. Europ. Reg. Conf. Electron microsc. Delft, 2, 655-659.
- 183 MONNERON A. et BERNHARD W., 1966 - Action de certaines enzymes sur des tissus inclus en Epon. J. Microscopie, 5, 697-714.
- 184 MONTREUIL J. et SCRIBAN P., 1952 - Les glucides de l'orge, du moût et de la bière. Bull. Soc. Chim. Biol., 34, 674-690.

N

- 185 NAISSE J., 1963 - Détermination sexuelle chez Lampyris noctiluca (Insecte Coléoptère Malacoderme). C.R. Acad. Sci. Fr., 256, 799-800.
- 186 NAISSE J., 1964 - La différenciation sexuelle chez les Insectes étudiée sur Lampyris noctiluca (Coléoptère Malacoderme Lampyridae).
Thèse Doctorat d'Etat.
- 187 NAISSE J., 1966 a - Contrôle endocrinien de la différenciation sexuelle chez l'Insecte Lampyris noctiluca. I. Rôle androgène des testicules. Arch. Biol., 77, 139-201.
- 188 NAISSE J., 1966 b - Contrôle endocrinien de la différenciation sexuelle chez Lampyris noctiluca. II. Phénomènes neurosécrétoires et endocrines au cours du développement postembryonnaire chez le mâle et la femelle. Gen. Comp. Endocrinol., 7, 85-104.
- 189 NAISSE J., 1968 a - Rôle des neurohormones dans la formation du tissu apical androgène chez Lampyris noctiluca (L.), révélé par des expériences de parabiose. C.R. Acad. Sci. Fr., 267, 1409-1411.
- 190 NAISSE J., 1968 b - Rôle des neurohormones dans la formation du tissu apical androgène chez Lampyris noctiluca (L.) révélé par des expériences de greffe. C.R. Acad. Sci. Fr., 267, 1471-1472.
- 191 NAISSE J., 1970 - Influence des hormones sur la différenciation sexuelle de Lampyris noctiluca (Coléoptère). Bull. Soc. Zool. Fr., 95, 377-382.

O

- 192 OKADA Y.K., 1937 - La stolonisation et les caractères sexuels du stolon chez les Syllidiens Polychètes (Etude sur les Syllidiens III). Jap. Journ. Zool., 7, 441-390.

P

- 193 PAYEN G., COSTLOW J.D. Jr. et CHARNIAUX-COTTON H., 1969 - Mise en évidence expérimentale de l'indépendance de la réalisation du sexe chez le Crabe Rhithropanopeus harrisii (Gould) à l'égard du complexe neuro-sécréteur organe de Hanström-glande du sinus. C.R. Acad. Sci. Fr., 269, 1878-1881.
- 194 PICKFORD R., ERVEN A.B. et GILLOTT C., 1969 - Male accessory gland substance : an egg-laying stimulant in Melanoplus sanguinipes F. (Orthoptera : Acrididae). Canad. J. Zool., 47, 1199-1203.
- 195 PILATO G., 1964 - Osservazioni sulla ultrastruttura della cuticola dei Policheti Nereidi. Boll. Accad. Cioenia Sci. Nat. Catania, 8, 212-220.
- 196 PITMAN G.B., VITE J.P., KINZER G.W. et FENTIMAN A.J. Jr, 1968 - Bark beetle attractants : Transverbenol isolated from Dendroctonus. Nature G.B., 218, 168-169.
- 197 PORCHET M., 1967 - Rôle des ovocytes submatures dans l'arrêt de l'inhibition cérébrale chez Perinereis cultrifera Grube (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Fr., 265, 1394-1396.
- 198 PORCHET M., 1969 - Interactions entre l'activité endocrine du cerveau et l'état génital chez Perinereis cultrifera Grube (Annélide Polychète). Thèse de 3ème cycle, Faculté des Sciences de Lille.
- 199 PORTER K.R., 1961 - The ground substance ; observations from electron microscopy. In The cell, J. Brachet et A.E. Mirsky ed., Acad. Press New York et Londres, vol. 2, 621-675.
- 200 PORTER K.R. et BONNEVILLE M.A., 1964 - An introduction to the fine structure of cells and tissues. Second Edition Lea and Febinger, Philadelphia.
- 201 PORTER K.R. et BRUNI C., 1959 - An electron microscope study of the early effects of 3'-MeDAB on rat liver cells. Cancer Res., 19, 997-1009.

R

- 202 RACOVITZA E.G., 1893 - Sur la Micronereis variegata Claparède. C.R. Acad. Sci. Fr., 116, 1390-1392.
- 203 RANZI S., 1931 a - Maturita sessuale degli Anellidi e fasi lunari. Boll. Soc. Ital. Biol. Sperim., 6, 18.
- 204 RANZI S., 1931 b - Ricerche sulla biologia sessuale degli Annelidi. Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 11, 271-292.
- 205 REDFERN R.E., BUTT B.A. et CANTU E., 1970 - Bioessay of the sex pheromone of the southern armyworm. J. écon. Ent., 63, 658.
- 206 REESE T.S., 1965 - Olfactory cilia in the frog. J. Cell Biol., 25, 209-230.
- 207 REIDENBACH J.M., 1965 - Effets de l'ablation du complexe neurosécréteur céphalique chez les femelles du Crustacé Isopode marin Idotea balthica basteri Audouin, Premiers résultats. C.R. Acad. Sci. Fr., 261, 4237-4239.
- 208 REIDENBACH J.M., 1966 - Mise en évidence d'une intervention du complexe neurosécréteur céphalique dans la physiologie sexuelle mâle chez le Crustacé Isopode marin, Idotea balthica basteri Audouin. C.R. Acad. Sci. Fr., 262, 682-684.
- 209 REISH D.J. et STEPHENS G.C., 1969 - Uptake of organic material by aquatic invertebrates. V. The influence of age on the uptake of glycine C¹⁴ by the polychaete Neanthes arenaceodentata. Marine Biology, 3, 352-355.
- 210 RELEXANS J.C., 1970 - Mise en évidence expérimentale chez le Lombricien Eisenia foetida d'une ségrégation précoce de la lignée germinale par application d'une température élevée au cours du développement embryonnaire. C.R. Acad. Sci. Fr., 270, 7, 977-980.
- 211 RETZIUS G., 1892 - Das sensible Nervensystem der Polychäten. Biol. Untersuch. Retzius, 4, 1-10.

- 212 REYNOLDS E.S., 1963 - The use of lead citrate of high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *J. Cell Biol.*, 17, 208-212.
- 213 RIDDIFORD L.M., 1967 - Trans-2-hexenal : mating stimulant for polyphenus moths. *Science*, 158, 139-141.
- 214 RIDDIFORD L.M., 1970 - Antennal proteins of saturniid moths : their possible role in olfaction. *J. Insect. Physiol.*, G.B., 16, 653-660.
- 215 RIEMANN J.G. et THORSON B.J., 1969 - Effect of male accessory material on oviposition and mating by female house flies. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 62, 828-834.
- 216 ROELOFS W.L. et KUO CHING FENG, 1967 - Isolation and bioassay of the sex pheromone of the red-banded leaf roller, *Argyrotaenia velutinana* (Lepidoptera : Tortricidae). *Ann. ent. Soc. Am.*, 60, 1199-1203.
- 217 ROLLER H., BIEMANN K., BJERKE J.S., NORGEN D.W. et ME SHAN W.H., 1968 - Sex pheromones of pyralid moths. I. Isolation and identification of the sex attractant of *Galleria mellonella* L. (Greater waxmoth). *Acta entomol. bohemoslov.*, 65, 208-211.
- 218 ROULE L., 1931 - "Les Poissons et le Monde vivant des Eaux", 4, Delagrave éd., Paris.
- 219 RULLIER F., 1954 - Recherches sur la morphologie et la reproduction du Néréidien *Micronereis variegata* Claparède. *Arch. Zool. exp. gén.*, 91, 195-233.

S

- 220 SABATINI D.D., BENSCH K.G. et BARNETT R.J., 1963 - Cytochemistry and electron microscopy. The preservation of cellular ultrastructure and enzymatic activity by aldehyde fixation. *J. Cell Biol.*, 17, 19-58.
- 221 SAINT-JOSEPH (de), 1898 - Annélides Polychètes des côtes de France, Manche et Océan. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 8e sér., 5, 209-464.

- 222 SAINT-JOSEPH (de), 1906 - Annélides Polychètes des côtes de France, Océan et côtes de Provence. Ann. Sc. nat. Zool., 9e sér., 3, 145-260.
- 223 SANDERS C.J., 1969 - Extrusion of the female sex pheromone gland in the eastern spruce budworm, Choristoneura fumiferana (Lepidoptera : Tortricidae). Canad. Entomologist., 101, n° 7, 760-762.
- 224 SAUNDERS J.W. et FALLON J., 1966 - Cell death in morphogenesis. in Maj. Probl. in Develop. Biol., M. Locke ed. Acad. Press New York and London, 289-314.
- 225 SCHNEIDER D., 1962 - Electrophysiological investigation on the olfactory specificity of sexual attraction substances in different species of moths. J. Insect Physiol., 8, 15-30.
- 226 SCHNEIDER D., 1963 - Electrophysiological investigation of Insect olfaction. in Olfaction and Taste, Y. Zotterman ed., Wenner-Gren Center Symposium Stockholm, 1, 85-103.
- 227 SCHNEIDER D. et SEIBT U., 1969 - Sex pheromone of the queen butterfly : Electroantennogram responses. Science, 164, 1173-1174.
- 228 SEKUL A.A. et COX H.C., 1967 - Response of males to the female sex pheromone of the fall armyworm, Spodoptera frugiperda (Lepidoptera (Noctuidae)) a laboratory evaluation. Am. ent. Soc. Am., 60, 691-693.
- 229 SEKUL A.A. et SPARKS A.N., 1967 - Sex pheromone of the fall armyworm moth. Isolation, identification and synthesis. J. econ. Ent., 60, 1270-1272.
- 230 SELLIER R., 1954 - Recherches sur la morphogénèse et le polymorphisme alaires chez les Orthoptères Gryllides. Ann. Sci. nat. Zool., Biol. ani., Fr., 16, 593-739.
- 231 SMITH J.E., 1957 - The nervous anatomy of the body segments of nereid polychaetes. Phil. Trans. B, 240, 135-196.
- 232 STADHOUDERS A.M., 1965 - Particulate glycogen. A correlated electron microscopical and biochemical study. Thesis-Nijmegen, 1-160.

- 233 STEPHEN W.P. et STEINHAUER A.L., 1957 - Sexual and developmental differences in insect blood proteins. *Physiol. Zool.*, 30, 114-120.
- 234 STEPHENS G.C., 1963 - Uptake of organic material by aquatic invertebrates. II. Accumulation of amino acids by the bamboo worm, *Clymenella torquata*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 10, 191-202.
- 235 STEPHENS G.C., 1964 - Uptake of organic material by aquatic invertebrates. III. Uptake of glycine by brackish-water Annelids. *Biol. Bull., Woods Hole*, 1, 150-162.
- 236 STEPHENS G.C., 1968 - Dissolved organic matter as a potential source of nutrition for marine organisms. *Amer. Zool.*, 8, 95-106.
- 237 STOLTE H.A., 1932 - Untersuchungen über Bau und Funktion der Sinnesorgane der Polychäten-gattung *Glycera* Sav.. *Z. wiss. Zool.*, 140, 421-538.
- 238 STORCH V. et WELSCH U., 1969 a - Über Bau und Funktion der Nudibranchier Rhinophoren. *Z. Zellforsch.*, 97, 520-536.
- 239 STORCH V. et WELSCH U., 1969 b - Über Aufbau und Innervation der Kopfanhänge der prosobranchen Schnecken. *Z. Zellforsch.*, 102, 419-431.
- 240 STORCH V. et WELSCH U., 1970 - Über die Feinstruktur der Polychaeten-Epidermis (Annelida). *Z. Morph. Tiere*, 66, 310-322.
- 241 STREIFF W., 1970 - Analyse expérimentale du déterminisme de la morphogenèse et du cycle du tractus génital des Prosobranches. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 95, n° 3, 451-460.
- 242 STREIFF W. et LE BRETON J., 1970 a - Etude endocrinologique des facteurs régissant la morphogenèse et la régression du pénis chez un Mollusque Prosobranchie gonochorique *Littorina littorea* L. *C.R. Acad. Sci. Fr.*, 270, 547-549.

- 243 STREIFF W. et LE BRETON J., 1970 b - Etude comparée en culture in vitro des facteurs responsables de la morphogenèse et de la régression du tractus génital mâle externe chez deux Mollusques Gastéropodes Proso-branches : Crepidula fornicata Plul. (espèce protandre) et Littorina littorea L. (espèce gonochorique). C.R. Acad. Sci. Fr., 270, 632-634.

T

- 244 TASHIRO H. et CHAMBERS D.L., 1967 - Reproduction in the california red scale, Aonidiella aurantii (Homoptera : Diaspididae). I. Discovery and extraction of a female sex pheromone. Ann. ent. Soc. Am., 60, n° 6, 1166-1170.
- 245 TALVOLGA W.N., 1956 - Visual, chemical and sound stimuli in the sex discriminatory behavior of the gobiid fish, Bathygobius soporator. Zoologica, 41, 49.
- 246 TELFER W.H., 1953 - Further studies on a sex-limited blood protein of saturniid silkworms. Anat. Rec., 117, 540.
- 247 THIERY J.P., 1967 - Mise en évidence des polysaccharides sur coupes fines en microscopie électronique. J. Microscopie, 6, 987-1018.
- 248 TOWNSEND G., 1939 a - The spawning reaction and spawning integration of Nereis limbata with emphasis upon chemical stimulation. Chicago : Univ. Chicago Libraries.
- 249 TOWNSEND G., 1939 b - On the nature of the material elaborated by fertilizable Nereis eggs inducing spawning in the male. Biol. Bull., Woods Hole, 77, 306-307.
- 250 TRUJILLO-CENCOZ O., 1961 - Electron microscope observations on chemo- and mechano-receptor cells of fishes. Z. Zellforsch., 54, 654-676.
- 251 TSCHINCKEL W., WILLSON C., BERN H.A., 1967 - Sex pheromone of the mealworm beetle (Tenebrio molitor). J. exper. Zool., 164, 81-85.

V

- 252 VAN GANSEN P. et SCHRAM A., 1969 - Etude des ribosomes et du glycogène des gastrules de Xenopus laevis par cytochimie ultrastructurale. J. Embryol. exp. Morph., 22, 69-98.
- 253 VRENSEN G.F.J.M. et KUYPER Ch.M.A., 1969 - Involvement of rough endoplasmic reticulum and ribosomes in early stages of glycogen repletion in rat liver. J. Microscopie, 8, 599-614.

W

- 254 WILSON E.O., 1963 - Pheromones. Scien. Amer., 157, 1-11.
- 255 WILSON J.A.F. et WESTERMAN R.A., 1967 - The fine structure of the olfactory mucosa and nerve in the teleost Carassius carassius L. Z. Zellforsch., 83, 196-206.
- 256 WISSOCQ J.C., 1970 - Evolution de la musculature longitudinale dorsale et ventrale au cours de la stolonisation de Syllis amica Quatrefages (Annélide Polychète). I. Muscles du ver asexué et muscles du stolon. J. Microscopie, 9, 355-388.
- 257 WISSOCQ J.C., 1970 - Evolution de la musculature longitudinale dorsale et ventrale au cours de la stolonisation de Syllis amica Quatrefages (Annélide Polychète). II. La différenciation. J. Microscopie, 9, 1049-1074.
- 258 WISSOCQ J.C., 1971 - Contribution à l'étude de la musculature et de son évolution au cours de la stolonisation des Syllidiens et de l'épitoquie des Néréidiens (Annélides Polychètes). Thèse Doctorat Etat, Université de Lille I.

Y

- 259 YINON U. et SHULOV A., 1967 a - New findings concerning pheromones produced by Trogoderma granarium (Everts) Coleoptera - Dermestidae. J. Stor. Prod. Res., G.B., 3, n° 3, 251-254.

- 260 YINON U. et SHULOV A., 1967 b - A bioessay of the pheromone of Trogoderma granarium males as an attractant for both sexes of the species. Entomol. exper. appl. Pays Bas, 10, n° 3-4, 453-462.

Z

- 261 ZETHNER-MOLLER O. et RUDINSKY J.A., 1967 - Studies on the site of sex pheromone production in Dendroctonus pseudotrugae (Coleoptera : Scolytidae). Ann. ent. Soc. Am., 60, 575-582.