

50376  
1971  
152

no ABph 160379

50376  
1971  
152

Arch. Zool. exp. gén., 113, pp. 369-393, 1972.

**SUR LA SIGNIFICATION ET LE DÉTERMINISME  
DES CARACTÈRES SEXUELS SOMATIQUES  
CHEZ LES *NEREIDAE* (Annélides polychètes).<sup>(1)</sup>**

par

**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 Techniques de Lille 59 - Villeneuve d'Ascq

Manuscrit reçu le 23 décembre 1971

**RESUME**

Le dimorphisme sexuel des *Nereidae* apparaît au moment de la maturité génitale au niveau des cirres parapodiaux et du pygidium. Il se manifeste sous la forme d'excroissances sur les cirres parapodiaux (renflement chez les ♂ et les ♀, crénelures chez les ♂) et de papilles pygidiales (chez les ♂).

La signification et le déterminisme de ce dimorphisme ont été étudiés par des techniques appropriées et en particulier par l'expérimentation.

Nous avons montré que :

— les excroissances (crénelures, renflement) des cirres parapodiaux représentent des complexes chémorécepteurs assurant la réception de stimuli de nature chimique (substance excitatrice) émanant du sexe opposé au moment de l'essaimage et déclenchant la danse nuptiale et l'émission des produits génitaux;

— la substance excitatrice est thermolabile, dialysable et probablement de nature polypeptidique;

— les excroissances tubulaires du pygidium (papilles), assurent l'évacuation du sperme;

(1) Cet article est le résumé d'une Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences, mention Sciences Naturelles, soutenue devant la Commission d'Examen de l'Université des Sciences et des Techniques de Lille, le 21 octobre 1971, numéro d'enregistrement au C.N.R.S. A.O. 6 493. Composition du Jury : Professeurs R. DEFRETTIN (Président), M. DURCHON (Rapporteur), F. SCHALLER et E. VIVIER (Examineurs), M<sup>me</sup> CHARNIAUX-COTTON (Membre invité).



030 032259 1

— La différenciation des caractères sexuels somatiques peut être réalisée quel que soit l'âge de la *Nereis*, son état génital et les conditions externes, pourvu que l'inhibition cérébrale soit levée;

— la nature ( $\sigma$  ou  $\varphi$ ) du caractère sexuel apparaissant sur les cirres parapodiaux (renflement, crénelures) est déterminée de façon particulièrement stable et précoce en fonction du sexe génital correspondant; elle échappe donc très tôt à tout contrôle physiologique;

— le caractère papilles pygidiales présente une labilité dans sa différenciation suggérant qu'il serait déterminé à la fois chez les mâles et les femelles.

### SUMMARY

The sexual dimorphism of *Nereidae* appears at the time of genital maturity on parapodial cirri and pygidium. It is evident in the form of outgrowths on the parapodial cirri (swelling by males and females; crenellations by males) and pygidial papillas (by males).

The significance of this dimorphism and the determinism have been studied by appropriate techniques and in particular by experimentation.

We have shown that :

— the outgrowths (crenellations, swelling) of the parapodial cirri represent chemoreceptor complexes which assure the reception of chemical stimuli (exciting substance) emanating from the opposite sex, thereby causing the spawning, the nuptial dance and the release of genital products;

— the exciting substance is thermolabile, dialysable, and probably of a polypeptidic nature;

— the tubular outgrowths of pygidium (papillas) insure sperm evacuation;

— the differentiation of somatic sexual characters can be observed whatever the age of the *Nereis*, its genital state and the external conditions whenever the cerebral inhibition is removed;

— the nature of the sexual character (male or female) appearing on the parapodial cirri (swelling, crenellations) is determined in a particularly stable and precocious way by the function of the corresponding genetic sex; therefore it is released very early from all physiological control;

— the pygidial papillas character presents a lability in its differentiation, suggesting that it may be determined in both at the males and the females.

### INTRODUCTION

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 celles qui présentent des transformations somatiques importantes au moment de la maturité génitale (épitoque de certains Nereidae, stolonisation de certains Syllidae), mais aussi chez des espèces 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 I).

TABLEAU I  
Dimorphisme sexuel chez les Néréidiens (Annélides Polychètes)  
(d'après GRAVIER et DANTAN, 1928; FAUVEL, 1923; FAGE et LEGENDRE, 1927).

Espèces	Région transformée (hétéronéréidienne)	Cirres parapodiaux transformés	Pygidium
<i>Micronereis variegata*</i> Claparède	♂		
	♀		
<i>Leptonereis glauca</i> Claparède	♂ M (16 <sup>e</sup> au 45 <sup>e</sup> S)	cd foliacés (2 <sup>e</sup> au 4 <sup>e</sup> S)	urites
	♀ O (léger allongement des soies en arêtes)	0	0
<i>Nereis icosiensis</i> Gravier et Dantan	♂ M (8 <sup>e</sup> au 28 <sup>e</sup> S)	cd et cv crénelés (8 <sup>e</sup> au 28 <sup>e</sup> S)	poches génitales
	♀ —	—	—
<i>Nereis pelagica</i> Linné	♂ P (à partir 17 <sup>e</sup> S)	cd et cv renflés (1 <sup>e</sup> au 7 <sup>e</sup> S) cd crénelés (à partir 17 <sup>e</sup> S)	papilles
	♀ P (à partir 18 <sup>e</sup> -20 <sup>e</sup> S)	cd et cv renflés (1 <sup>e</sup> au 5 <sup>e</sup> S)	0

\* Crochets copulateurs; mâchoires bifurquées.  
cd, cirre parapodial dorsal; cv, cirre parapodial ventral; M, transformation hétéronéréidienne au niveau de la région moyenne; P, transformation hétéronéréidienne au niveau de la région moyenne et postérieure; S, segment; 0, pas de transformation; —, non décrit.

Espèces	Région transformée (hétéronéréidienne)	Cirres parapodiaux transformés	Pygidium
<i>Nereis zonata</i> Malmgren	♂ P (à partir 15 <sup>e</sup> S)	cd et cv renflés (1 <sup>e</sup> au 7 <sup>e</sup> S) cd crénelés (à partir 15 <sup>e</sup> S)	papilles
	♀ P (à partir 17 <sup>e</sup> S)	—	0
<i>Nereis rava</i> Ehlers	♂ P (à partir 15 <sup>e</sup> S)	cd et cv renflés (1 <sup>e</sup> au 7 <sup>e</sup> S) cd crénelés (à partir 15 <sup>e</sup> S)	papilles
	♀ P (à partir 18 <sup>e</sup> S)	—	0
<i>Nereis irrorata</i> Malmgren	♂ P —	cd et cv renflés	papilles
	♀ P (à partir 34 <sup>e</sup> S)	—	0
<i>Nereis fucata</i> Savigny	♂ P (à partir 23 <sup>e</sup> S)	cd et cv renflés (2 <sup>e</sup> au 7 <sup>e</sup> S) cd crénelés (à partir 23 <sup>e</sup> S)	papilles
	♀ P (à partir 21 <sup>e</sup> S)	—	0
<i>N. (Eunereis) longissima</i> Jonhston	♂ P (à partir 35 <sup>e</sup> -38 <sup>e</sup> S)	—	papilles
	♀ P (à partir 46 <sup>e</sup> -47 <sup>e</sup> S)	—	0
<i>Perinereis cultrifera</i> Grube	♂ P (à partir 17 <sup>e</sup> -18 <sup>e</sup> S)	cd et cv renflés (1 <sup>e</sup> au 7 <sup>e</sup> S) cd crénelés (à partir 17 <sup>e</sup> -18 <sup>e</sup> S)	papilles
	♀ P (à partir 19 <sup>e</sup> -20 <sup>e</sup> S)	cd et cv renflés (1 <sup>e</sup> au 7 <sup>e</sup> S)	0
<i>Perinereis oliveirae</i> Horst	♂ P (à partir 20 <sup>e</sup> S)	cd et cv renflés (1 <sup>ers</sup> S) cd crénelés (à partir 20 <sup>e</sup> S)	papilles
	♀ P (à partir 20 <sup>e</sup> S)	—	0
<i>Perinereis macropus</i> Claparède	♂ M (à partir 20 <sup>e</sup> S)	cd renflés (1 <sup>e</sup> au 7 <sup>e</sup> S) cd crénelés (0)	poches génitales
	♀ M (à partir 20 <sup>e</sup> S)	cd renflés (1 <sup>e</sup> au 7 <sup>e</sup> S)	0
<i>Perinereis Marionii</i> Audouin et Edwards	♂ M (20 <sup>e</sup> au 70 <sup>e</sup> S)	cd crénelés (20 <sup>e</sup> au 70 <sup>e</sup> S)	urites
	♀ M (20 <sup>e</sup> au 70 <sup>e</sup> S)	—	0
<i>P. (Arete) tenuisetis</i> Fauvel	♂ M (28 <sup>e</sup> au 104 <sup>e</sup> S)	cd renflés (1 <sup>e</sup> au 7 <sup>e</sup> S) cv renflés (1 <sup>e</sup> au 5 <sup>e</sup> S)	papilles
	♀ M (épitoque incomplète)	0	0
<i>Platynereis dumerilii</i> Audouin et Edwards	♂ P (à partir 16 <sup>e</sup> S)	cd renflés (1 <sup>e</sup> au 7 <sup>e</sup> S) cd crénelés (à partir 16 <sup>e</sup> S)	papilles
	♀ P (à partir 21 <sup>e</sup> -22 <sup>e</sup> S)	cd renflés (1 <sup>e</sup> au 5 <sup>e</sup> S)	0
<i>Platynereis coccinea</i> Delle Chiaje	♂ P	cd falciformes (1 <sup>e</sup> au 7 <sup>e</sup> S)	—
	♀ P	—	—
<i>Nereis falsa</i> Quatrefages	♂ P (à partir 20 <sup>e</sup> S)	cd renflés (1 <sup>e</sup> au 7 <sup>e</sup> S) cd crénelés (à partir 20 <sup>e</sup> S)	—
	♀ P (à partir 28 <sup>e</sup> S)	0	—
<i>N. (Neanthes) funchalensis</i> Langerhans	♂ P (à partir 20-25 <sup>e</sup> S)	cd foliacés (1 <sup>e</sup> -2 <sup>e</sup> S) cd crénelés (à partir 25 <sup>e</sup> S)	tubes anaux
	♀ P (à partir 20-25 <sup>e</sup> S)	—	tubes anaux

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 copulatoires de *M. variegata*, RULLIER, 1954; soies copulatoires de Capitellidae, EISIG, 1887), tandis que d'autres sont des 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 de matériel, facilités opératoires) nous ont conduite à aborder les problèmes posés par les caractères sexuels somatiques chez les Nereidae, groupe chez lequel d'ailleurs le rôle de certaines transformations somatiques liées au sexe restait encore énigmatique (cirres parapodiaux transformés).

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 différent de celui du mâle.

La description de ce dimorphisme sexuel a fait l'objet de nombreuses observations (tableau I) 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, *Nereis pelagica* Linné, *Perinereis cultrifera* Grube, *Platynereis dumerilii* Audouin et Milne Edwards.

## I. — RÉSULTATS

### A. — 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.

#### 1) *Les caractères des cirres parapodiaux.*

##### a) *Etude histologique, ultrastructurale et cytochimique.*

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 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 sept premiers segments, alors que chez les femelles ils n'apparaissent que sur les cinq premiers segments).

Dans les conditions naturelles, les excroissances des cirres parapodiaux commencent à apparaître au début du stade 2 (terminologie de DURCHON, 1952) 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) accumule 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 (BOILLY-MARER, 1966 a et b, 1971).

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 chémo-récepteurs de diverses espèces, et notamment de Vertébrés, nous ont conduite à considérer les excroissances des cirres parapodiaux transformés comme des formations chémoréceptrices.

#### b) *Etude expérimentale.*

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 (BOILLY-MARER, 1967, 1968). 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'hétéronéréidation (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 (BOILLY-MARER, 1969 a et b).

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 cœlomique, 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 cœlomique; 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 2 500 à 5 000), thermolabile et probablement de nature protidique.

### c) Discussion.

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.

## 2) *Le caractère 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 diaphragme prépygidial (correspondant au dissépiment pygidial hypertrophié) nulaire; 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.

### 3) *Discussion sur la signification du dimorphisme sexuel.*

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.

## B. — DÉTERMINISME 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.

### 1) Modalités de la différenciation des caractères 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.

## a) 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'Hétéronereis* 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, 1971) 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.

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 80  $\mu$  - *N. pelagica* - ou à 140  $\mu$  - *P. cultrifera* - au moment de la décérébration). Seul le laps de temps nécessaire à l'acquisition de cette pseudoforme adulte hétéronérédiennne est d'autant plus long que l'individu est jeune (deux 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 deux ans et demi).

b) *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, 1971), 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.

c) *Conclusion.*

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 endocrine cérébrale soit levée.

2) *Modalités de la détermination des caractères 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 conduite à considérer leur déterminisme comme étant distinct.

a) *Caractères des cirres parapodiaux.*

Les expériences effectuées sur des *Nereis* indifférenciées sexuel-

lement ou non ont montré que ni la levée brutale de l'inhibition endocrine 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 (BOILLY-MARER, 1969 c, d et e, 1970, 1971).

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.

#### b) *Caractères du pygidium.*

##### α) Résultats.

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 (BOILLY-MARER, 1969 d et e).

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'hétéronéridation soit provoquée (par décérébration) précocement (diamètre ovocytaire  $< 50 \mu$ ) 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.

Par contre, il est possible comme chez les Crustacés (CHARNIAUX-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.

β) Discussion.

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. En effet, il semble que l'inhibition de l'expression du caractère rosette pygidiale s'installe dès le début de la maturation génitale puisque la différenciation de papilles chez les femelles ne s'effectue que si leurs ovocytes présentent un diamètre inférieur à 50  $\mu$ . Néanmoins l'inhibition femelle n'est plus capable de s'exercer sur des pygidiums fraîchement régénérés; il est vraisemblable 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. En outre, le milieu mâle permet 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 Néreidiens 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  $\mu$ ) sur ce processus. En effet, chez les jeunes femelles (diamètre ovocytaire inférieur à 50  $\mu$ ) le caractère papilles pygidiales apparaît en l'absence de facteur « androgène »; on peut donc penser que dans ce cas particulier et, *a 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.

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 ».

## II. — DISCUSSION — CONCLUSION

En conclusion, l'étude expérimentale du déterminisme du dimorphisme sexuel des Néréidiens nous conduit à séparer les caractères des cirres parapodiaux 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 d'Insectes (LAUGE, 1970 a et b; LAVENSEAU, 1970), d'Arachnides (LHEUREUX, 1971); d'Hétéronémertes (BIERNE, 1967, 1968 et 1970) et de certains Crustacés (CHARNIAUX-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, la différenciation des caractères du pygidium est particulièrement labile. En effet, la nature, mâle ou femelle, de ces caractères apparaît dépendre de l'intervention de facteurs physiologiques pendant la quasi totalité de la vie de l'animal. La labilité du caractère papilles pygidiales rappelle ainsi celle observée au niveau des caractères sexuels d'Amphipodes (CHARNIAUX-COTTON, 1952, 1954, 1957, 1970) et d'Isopodes (LEGRAND, 1955, 1958; LEGRAND et JUCHAULT, 1960, 1970; JUCHAULT, 1966; JUCHAULT et LEGRAND, 1964).

Ceci nous a conduit à considérer que le caractère papilles pygidiales est déterminé chez tous les individus, indépendamment de leur sexe; inversement la remarquable stabilité des caractères des cirres

parapodiaux suggère que la nature (♂ ou ♀) des caractères sexuels portés par ces formations non seulement échappe, dans les conditions de nos expériences, à tout contrôle physiologique mais serait déterminée 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 (crênelures, 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 crênelures 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 crênelures, par contre, n'apparaissent jamais. Or, nous avons pu observer histologiquement les premiers indices de la formation de crênelures sur les cirres parapodiaux dorsaux postérieurs d'*Heteronereis* femelles; néanmoins, nous n'avons jamais réussi à induire la morphogenèse de crênelures 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 et même absentes chez les femelles de certaines espèces (*Leptonereis glauca*, *Perinereis* (A.) *tenuisetis*).

Il est probable que cette différence entre sexes 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 proba-

blement primordiale, il nous semble prématuré de rejeter l'éventualité de l'existence d'un relais 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 d'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 physiologique, 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

1862. AGASSIZ (A.). — On alternate generation in Annelids, and the embryology of *Autolytus cornutus*. *Journ. Boston Soc. Nat. Hist.*, 7, 392.
1964. BALESDENT-MARQUET (M.L.). — Recherches sur la sexualité et le déterminisme des caractères sexuels d'*Asellus aquaticus* Linné (Crustacé Isopode). Thèse de Doctorat Etat, Nancy.
- 1961a. BERGERARD (J.). — Intersexualité expérimentale chez *Carausius morosus* Br. (*Phasmidae*). *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 95, 273-300.

- 1961b. BERGERARD (J.). — Analyse de la période sensible à la température pour la différenciation sexuelle de *Carausius morosus* Br. (Phasmodae). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 253, 2149-2151.
1967. BIERNE (J.). — Sur le contrôle endocrinien de la différenciation du sexe chez la Némerte *Lineus ruber* Müller. La masculinisation des ovaires des chimmères hétérosexuées. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 265, 447-450.
1968. BIERNE (J.). — Facteur androgène et différenciation du sexe chez la Némerte *Lineus ruber* Müller. L'effet « free-martin » dans la parabiose hétérosexuée. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 267, 1646-1648.
- 1970a. BIERNE (J.). — Recherches sur la différenciation sexuelle au cours de l'ontogenèse et de la régénération chez le Némertien *Lineus ruber* Müller. Thèse de Doctorat Etat, Faculté des Sciences de l'Université de Reims.
- 1970b. BIERNE (J.). — Aspects expérimentaux de la différenciation sexuelle chez *Lineus ruber* (Hétéronémertes). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 95, 529-543.
- 1966a. BOILLY-MARER (Y.). — Contribution à l'étude des cirres parapodiaux dorsaux des formes épitoques chez *Nereis pelagica* L. (Annélide Polychète). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 262, 2052-2054.
- 1966b. BOILLY-MARER (Y.). — Etude ultrastructurale des modifications hétéronéréidiennes des cirres parapodiaux chez *Nereis pelagica* L. (Annélide Polychète). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 263, 142-144.
1967. BOILLY-MARER (Y.). — 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. Paris*, 264, 2200-2202.
1968. BOILLY-MARER (Y.). — Sur le rôle chimiorécepteur des cirres parapodiaux hétéronéréidiens de *Platynereis dumerilii* Aud. et M. Edw. (Annélide Polychète). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 266, 1583-1585.
- 1969a. BOILLY-MARER (Y.). — 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. Paris*, 268, 93-96.
- 1969b. BOILLY-MARER (Y.). — 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.
- 1969c. BOILLY-MARER (Y.). — Induction expérimentale de parapodes surnuméraires chez l'Annélide Polychète *Nereis pelagica* L. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 268, 1300-1302.
- 1969d. BOILLY-MARER (Y.). — Rôle des produits génitaux dans la différenciation des caractères sexuels secondaires chez quelques Néréidiens. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 268, 2071-2073.
- 1969e. BOILLY-MARER (Y.). — Sur le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez *Nereis pelagica* L. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 268, 2462-2464.
1970. BOILLY-MARER (Y.). — Sur la précocité du déterminisme des caractères sexuels secondaires chez *Nereis pelagica* L. (Annélide Polychète). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 270, 2027-2030.

1971. BOILLY-MARER (Y.). — Contribution à l'étude de la signification des caractères sexuels somatiques et de leur déterminisme chez les *Nereidae* (Annélides Polychètes). Thèse de Doctorat Etat, Université des Sciences et Techniques de Lille.
1952. CHARNIAUX-COTTON (H.). — Castration chirurgicale chez un Crustacé Amphipode (*Orchestia gammarella*) et déterminisme des caractères sexuels secondaires. Premiers résultats. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 234, 2570-2572.
1954. CHARNIAUX-COTTON (H.). — 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. Paris*, 239, 780-781.
1957. CHARNIAUX-COTTON (H.). — Croissance, régénération et déterminisme endocrinien des caractères sexuels d'*Orchestia gammarella* Pallas, Crustacé Amphipode. *Ann. Sci. nat. Zool. Biol. Ani.*, 19, 411-559.
1970. CHARNIAUX-COTTON (H.). — Sexualité et activité génitale mâle chez les Crustacés supérieurs. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 95, 565-594.
1968. DASTOLI (F.R.), LOPIEKES (D.V.) et PRICE (S.). — A sweet-sensitive protein from bovine taste buds. Purification and partial characterization. *Biochemistry*, 7, 1160-1164.
1968. DASTOLI (F.R.), LOPIEKES (D.V.) et DOIG (A.R.). — Bitter-sensitive protein from Porcine taste buds. *Nature*, 218, 884-885.
1949. DEFRETIN (R.). — Recherches sur la musculature des Néréidiens au cours de l'épitoquie, sur les glandes parapodiales et sur la spermiogenèse. *Ann. Inst. Océan.*, 24, 117-257.
1969. DEFRETIN (R.) et WISSOCQ (J.C.). — La musculature longitudinale dorsale et ventrale des *Nereis irrorata* Malmgren (Annélides Polychètes) atokes et épitoques. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 269, 2117-2120.
1970. DEMEUSY (N.). — Chez les Décapodes Brachyours gonochoriques, quelques aspects de la sexualité. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 95, 595-612.
1962. DRILHON (A.), BOFFA (G.A.) et FINE (J.M.). — Nouvelles données sur l'hétérogénéité dimensionnelle et immunologique des protéines sériques de l'Anguille. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 255, 2855-2857.
1949. DURCHON (M.). — Inhibition de l'épitoquie par le prostomium chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 229, 81-82.
1952. DURCHON (M.). — Recherches expérimentales sur deux aspects de la reproduction chez les Annélides Polychètes : l'épitoquie et la stolonisation. *Ann. Sc. nat., Zool. Bio. ani.*, 14, 117-206.
1965. DURCHON (M.). — Sur l'évolution phylogénétique et ontogénétique de l'épitoquie chez les Néréidiens (Annélides Polychètes). *Zool. Jb. Syst.*, 92, 1-12.
1970. DURCHON (M.). — Déterminisme endocrine de la maturation sexuelle chez les Annélides Polychètes. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 95, 489-509.
1970. DURCHON (M.) et PORCHET (M.). — Dosage de l'activité endocrine cérébrale au cours du cycle génital femelle chez *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Annélide Polychète). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 270, 1689-1691.

1971. DURCHON (M.) et PORCHET (M.). — Premières données quantitatives sur l'activité endocrine du cerveau de Néréidiens au cours de leur cycle sexuel. *Gen. comp. Endocrinol.*, 16, 555-565.
1964. DURCHON (M.) et WISSOCQ (J.C.). — Contribution à l'étude de la stolonisation chez les Syllidiens (Annélides Polychètes). II. Autolytinae. *Ann. Sci. nat. Zool. Biol. ani.*, 12<sup>e</sup> série, 6, 159-212.
1887. EISIG (H.). — Die Capitelliden des Golfes von Neapel. *Fauna u. Flora d. Golf. v. Neapel*, 16, Berlin.
1924. FAGE (L.). — Sur quelques Néréidiens à métamorphose incomplète. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 49, 46-58.
1927. FAGE (L.) et LEGENDRE (R.). — Pêches planctoniques à la lumière effectuées à Banyuls-sur-Mer et à Concarneau. I. Annélides Polychètes. *Arch. Zool. exp. gén.*, 67, 23-222.
1911. FAUVEL (P.). — Annélides Polychètes du Golfe persique recueillis par M.N. Bogoryawlensky. *Arch. Zool. exp. gén.*, 5<sup>e</sup> série, 6, 353-439.
1915. FAUVEL (P.). — Polychètes pélagiques nouvelles des campagnes de la Princesse-Alice. *Bull. Inst. Océan.*, n° 305, 1-11.
1916. FAUVEL (P.). — Annélides Polychètes pélagiques. *Résult. Scien. Camp. Prince Albert 1<sup>er</sup> de Monaco*, 48, 1-152.
1923. FAUVEL (P.). — Polychètes errantes. Faune de France, fasc. 5, Lechevalier éd., Paris.
1959. FAUVEL (P.). — Classe des Annélides Polychètes. *Annelida Polychaeta* (Grube, 1851). In P.P. Grassé « *Traité de Zoologie* ». Masson et Cie, éd., Paris, 5, 1<sup>er</sup> fasc., 13-196.
1964. FINE (J.M.) et DRILHON (A.). — Etude électrophorétique et immunologique des protéines sériques de quelques espèces de Salmonidés. *C.R. Soc. Biol.*, 158, 1307-1310.
1959. FOX (A.S.). — Genetic determination of sex specific antigens. *J. Nat. Cancer Inst.*, 23, 1297-1311.
1965. GIDHOLM (L.). — On the morphology of the sexual stages, mating and egg-laying in *Autolytus* (*Polychaeta*). *Zool. Bidrag. Uppsala*, 37, 1-44.
1925. GRAVIER (C.) et DANTAN (J.L.). — Sur une forme hétéronéréidienne femelle (*Leptonereis glauca*) et le dimorphisme sexuel chez les Néréidiens. *Bull. Mus. Hist. nat. Paris*, 31, 150-153.
1928. GRAVIER (C.) et DANTAN (J.L.). — Pêches nocturnes à la lumière dans la baie d'Alger. *Ann. Inst. Océan. Monaco*, 5, fasc. 1, 1-186.
1955. HAUENSCHILD (C.). — Photoperiodizität als Ursache des von der Mondphase abhängigen Metamorphose. Rhythmus bei dem Polychaeten *Platynereis dumerilii*. *Z. Naturforsch.*, 1, 658-662.
1960. HAUENSCHILD (C.). — Lunar periodicity. *Cold Spring Symposia. Quant. Biol.*, 25, 491-497.
- 1925-26. HERPIN (R.). — Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques Annélides Polychètes. *Bull. Soc. Sc. nat. O. France*, 4<sup>e</sup> sér., 5, 1-250.

1929. HERPIN (R.). — Etude sur les essaimages des Annélides Polychètes. Note complémentaire. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **63**, 85-94.
1964. HOFMANN (D.K.). — Zum Mechanismus der Ei-und Spermaabgabe bei dem Polychaeten *Platynereis dumerilii* (Audouin et Milne Edwards). *Verhandl. Deutsch. Zool. Gesell. in Kiel*, 203-212.
1968. HUCHON (D.), CHALUMEAU-LE FOULGOC (M.T.) et GALLIEN (L.). — Mise en évidence, au niveau des protéines sériques de l'adulte chez *Bombina variegata* L. (Amphibien, Anoure), d'une protéine spécifique du sexe femelle. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **266**, 399-402.
1964. JUCHAULT (P.) et LEGRAND (J.J.). — Transformation de femelles génétiques en mâles physiologiques chez les Oniscoïdes *Porcellio dilatatus* et *Helleria brevicornis*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **258**, 2197-2199.
1966. JUCHAULT (P.). — Contribution à l'étude de la différenciation sexuelle mâle chez les Crustacés Isopodes. Thèse Doctorat Etat, Faculté des Sciences de Poitiers.
1959. KARLSON (P.) et LUSCHER (M.). — « Pheromones » a new term for a class of biologically active substances. *Nature*, **183**, n° 4653, 55-56.
1960. KARLSON (P.). — Pheromones. *Ergebn. Biol.*, **22**, 212-225.
1960. LAUFER (H.). — Blood proteins in insect development. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **89**, 490-515.
- 1970a. LAUGÉ (G.). — Relations entre le déterminisme génétique du sexe et le contrôle hormonal de sa différenciation chez les Arthropodes. Comparaison avec les Vertébrés. *Ann. Biol.*, **9**, 189-230.
- 1970b. LAUGÉ (G.). — Problèmes posés par les Insectes concernant la différenciation du sexe. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **95**, 363-377.
1970. LAVENSEAU (L.). — Développement et différenciation des ébauches alaires de *Lymantria dispar* L. (Lépidoptère) après leur transplantation sur des chenilles de sexe opposé. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **270**, 638-640.
1955. LEGRAND (J.J.). — Rôle endocrinien de l'ovaire dans la différenciation des oostégites chez les Crustacés Isopodes terrestres. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **241**, 1083-1087.
1958. LEGRAND (J.J.). — Mise en évidence histologique et expérimentale d'un tissu androgène chez les Oniscoïdes. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **247**, 1238-1241.
1960. LEGRAND (J.J.). — Mise en évidence anatomique et expérimentale des glandes androgènes de *Sphaeroma serratum* (Isopode Flabellifère). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **250**, 3401-3402.
1970. LEGRAND (J.J.) et JUCHAULT (P.). — Contrôle de la sexualité chez les Crustacés Isopodes gonochoriques et hermaphrodites. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **95**, 551-563.
1971. LHEUREUX (E.). — Détermination précoce du caractère sexuel mâle du pédipalpe chez l'Araignée *Tegenaria saeva* Bl. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **272**, 2188-2190.
1893. MALAQUIN (A.). — Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, anatomie, reproduction, développement. *Mem. Soc. Sci. Arts, Lille*, 4<sup>e</sup> sér., **18**, 1-477.

1970. MEUSY (J.J.), GINSBURGER-VOGEL (T.), CHARNIAUX-COTTON (H.) et CROISILE (Y.). — Recherche par électrophorèse de la « fraction protéique femelle » dans l'hémolymph des femelles d'*Orchestia gammarella* P. (Crustacé Amphipode) masculinisées par greffe d'une glande androgène. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 270, 1385-1387.
1937. OKADA (Y.K.). — La stolonisation et les caractères sexuels du stolon chez les Syllidiens Polychètes (Etude sur les Syllidiens III). *Jap. Journ. Zool.*, 7, 441-490.
1967. PORCHET (M.). — Rôle des ovocytes submatures dans l'arrêt de l'inhibition cérébrale chez *Perinereis cultrifera* Grube (Annélide Polychète). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 265, 1394-1396.
1969. PORCHET (M.). — Interactions entre l'activité endocrine du cerveau et l'état génital chez *Perinereis cultrifera* Grube (Annélide Polychète). Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Faculté des Sciences de Lille.
1893. RACOVITZA (E.G.). — Sur la *Micronereis variegata* Claparède. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 116, 1390-1392.
1970. RELEXANS (J.C.). — 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. Paris*, 270, 977-980.
1954. RULLIER (F.). — Recherches sur la morphologie et la reproduction du Néridien *Micronereis variegata* Claparède. *Arch. Zool. exp. gén.*, 91, 195-233.
1898. SAINT-JOSEPH (de). — Annélides Polychètes des côtes de France, Manche et Océan. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 8<sup>e</sup> sér., 5, 209-464.
1906. SAINT-JOSEPH (de). — Annélides Polychètes des côtes de France, Océan et côtes de Provence. *Ann. Sc. nat. Zool.*, 9<sup>e</sup> sér., 3, 145-260.
1957. STEPHEN (W.P.) et STEINHAEUER (A.L.). — Sexual and developmental differences in insect blood proteins. *Physiol. Zool.*, 30, 114-120.
1953. TELFER (W.H.). — Further studies on a sex-limited blood protein of saturniid silkworms. *Anat. Rec.*, 117, 540.
1971. WISSOCQ (J.C.). — Contribution à l'étude de la musculature et de son évolution au cours de la stolonisation des Syllidiens et de l'épitoquie des Néridiens (Annélides Polychètes). Thèse Doctorat Etat, Université de Lille I.