

50376
1973
25

50376
1973
25

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE I
LABORATOIRE DE BIOLOGIE ANIMALE

THESE DE TROISIEME CYCLE
Biologie Cellulaire

C O M B A Z Agnès

CONTRIBUTION A L'ETUDE DU ROLE DE LA CHAINE NERVEUSE
DANS LA REGENERATION DES NEREIDAE (ANNELIDES POLYCHETES)



Présentée le 22 Février 1973
devant la commission d'examen

Jury d'examen

MM. M. DURCHON
B. BOILLY
A. BART
T. LENDER

Président
Rapporteur
Examineur
Membre invité

INTRODUCTION

Le système nerveux joue un rôle très important dans la morphogénèse régénératrice. De nombreuses études ont été effectuées, principalement chez les Amphibiens (bibliographie dans ROSE, 1948 ; SINGER, 1952, 1959 et 1960) et chez les Annélides (bibliographie dans AVEL, 1947 et 1961 ; ABELOOS, 1965 b ; HERLIANT-MEEWIS, 1964 ; HERLIANT-MEEWIS et DELIGNE, 1965 ; DURCHON, 1967). Toutes montrent que la présence du système nerveux (nerfs chez les Amphibiens et chaîne nerveuse chez les Annélides) est nécessaire pour assurer la régénération (rôle trophique). Néanmoins, dans certaines conditions, l'édification d'un régénérat reste possible après dénervation ; en effet, chez les Amphibiens, des membres larvaires antérieurs développés en l'absence de nerf brachial ou en présence d'une très faible quantité de fibres nerveuses peuvent régénérer normalement (STEEN et THORNTON, 1963 ; YNTEMA, 1959 a et 1959 b) ; de même chez les Annélides, une régénération limitée est possible en l'absence de chaîne nerveuse notamment en direction céphalique chez les Oligochètes Lumbricus, Eisenia foetida typica et Helodrilus caliginosus et chez les Polychètes Amphinoma pacifica et Spirographis spallanzanii et aussi, bien que très rarement, en direction caudale chez le Polychète Nereis virens.

Cependant, le problème de la différenciation des régénérats édifiés après dénervation n'a pas encore retenu l'attention des chercheurs. Il apparaît donc intéressant d'étudier dans le cadre du rôle du système nerveux dans la régénération, les modalités de la différenciation des régénérats en l'absence de système nerveux. Nous nous proposons d'aborder ce problème chez la Nereis.

POSITION DU PROBLEME

Le rôle de la chaîne nerveuse dans la régénération des Annélides a été abordé expérimentalement par de nombreux auteurs. Il a été envisagé d'une part dans la morphogenèse régénératrice normale après ablation de la chaîne nerveuse et d'autre part dans l'induction d'une morphogenèse supplémentaire par déviation ou greffe de la chaîne nerveuse dans la paroi du corps. Nous relaterons successivement les résultats apportés par ces deux types d'expériences.

I - ROLE DE LA CHAÎNE NERVEUSE DANS LA MORPHOGENESE REGENERATRICE (Tableau 1)

Nous envisagerons d'abord les potentialités régénératrices céphaliques puis caudales en l'absence de la chaîne nerveuse ventrale au niveau du front d'amputation.

A - POTENTIALITES REGENERATRICES CEPHALIQUES EN L'ABSENCE DE LA CHAÎNE NERVEUSE

En l'absence de la chaîne nerveuse au niveau du front de section, la régénération céphalique est le plus souvent possible chez les Annélides étudiées, en particulier chez les Oligochètes Lumbricus (GOLDFARB, 1909), Eisenia (SIEGMUND, 1928), Eisenia foetida (AVEL, 1932 a, 1937, 1947 ; BAILEY, 1939 ; HERLANT-MEEWIS et DELIGNE, 1965) et Helodrilus (Allolobophora) caliginosus (KROPP, 1933 ; CROWELL, 1937) et chez les Polychètes Amphinoma pacifica (GOLDFARB, 1914) et Spirographis spallanzanii (KIORTSIS et MORAITOU, 1965). Toutefois chez les Oligochètes, le pourcentage de régénérats obtenus dans ces conditions est toujours faible ; AVEL n'enregistre que 20 % seulement de régénération céphalique en l'absence de chaîne nerveuse ; d'autre part sa mise en place est toujours lente et la différenciation de la tête incomplète. Par contre KIORTSIS et MORAITOU observent chez Spirographis spallanzanii la régénération d'une tête de petite taille dans 88 % des cas en l'absence de chaîne nerveuse.

Néanmoins, un certain nombre d'Annélides ne régènèrent pas en direction céphalique en l'absence de chaîne nerveuse notamment Eisenia foetida (MORGAN, 1902 ; OKADA et KAWAKAMI, 1943 ; ROZIER, 1960 et AVEL, 1961), Criodrilus lacuum (JANDA, 1926 et 1930) et Myxicola aesthetica (OKADA, 1934).

Classe	Régénération céphalique en l'absence de la chaîne nerveuse ventrale		Régénération caudale en l'absence de la chaîne nerveuse ventrale	
	Possible	Impossible	Possible	Impossible
Oligochètes	: GOLDFARB (1909)	: MORGAN (1902)	: JANDA (1926)	: JANDA (1926)
	: <u>Lumbricus</u>	: <u>Eisenia (Allolobophora) foetida</u>	: <u>Criodrilus lacuum Hoffm.</u>	: <u>Criodrilus lacuum Hoffm.</u>
	: SIEGMUND (1928)	: JANDA (1926 et 1930)	: BAILEY (1930)	: BAILEY (1930)
	: <u>Eisenia</u>	: <u>Criodrilus lacuum Hoffm.</u>	: <u>Eisenia foetida Savigny</u>	: <u>Eisenia foetida Savigny</u>
	: AVEL (1932 a, 1937, 1947)	: OKADA et KAWAKAMI (1943)	: STOLTE (1933)	: STOLTE (1933)
	: <u>Eisenia foetida typica</u>	: <u>Eisenia foetida (race Kyoto)</u>	: <u>Dero limosa Heidy</u>	: <u>Dero limosa Heidy</u>
	: KROPP (1933)	: ROZTER (1960) et AVEL (1961)	: ZHINKIN (1936)	: ZHINKIN (1936)
	: <u>Helodrilus (Allolobophora) caliginosus Savigny</u>	: <u>Eisenia foetida unicolor</u>	: <u>Rhynchelmis limosella Hof.</u>	: <u>Rhynchelmis limosella Hof.</u>
	: CROWELL (1937)	:	: BAILEY et BAILEY (1938)	: BAILEY et BAILEY (1938)
	: <u>Allolobophora caliginosa Savigny</u>	:	: <u>Eisenia foetida Savigny</u>	: <u>Eisenia foetida Savigny</u>
: BAILEY (1939)	:	:	:	
: <u>Eisenia foetida Savigny</u>	:	:	:	
: HERIANT-MEEWIS et DELIGNE (1965)	:	:	:	
: <u>Eisenia foetida typica</u>	:	:	:	
Polychètes	: GOLDFARB (1914)	: OKADA (1934)	: HOLMES (1931)	: NUSEBAUM (1908)
	: <u>Amphinoma pacifica</u>	: <u>Myxicola aethetica Clapeus</u>	: <u>Nereis virens Sasa.</u>	: <u>Nereis diversicolor O.F. Miller</u>
	: KIORTSIS et MORAITOU (1965)	:	: BAILEY et BAILEY (1938)	: KIORTSIS et MORAITOU (1965)
: <u>Spirographis spallanzanii</u>	:	: <u>Nereis virens</u>	: <u>Spirographis spallanzanii</u>	

TABLEAU 1 - Revue bibliographique relative au rôle de la chaîne nerveuse ventrale dans la morphogenèse régénératrice céphalique et caudale des Annélides Oligochètes et Polychètes.



Il apparaît donc des contradictions avec les résultats précédents, principalement en ce qui concerne Eisenia foetida. Elles proviennent essentiellement des techniques opératoires. C'est ainsi que les premiers auteurs tels que MORGAN pratiquent une ablation simple de la chaîne nerveuse qui le plus souvent régénère en direction de la plaie ; par contre BAILEY (1930) et AVEL (1932 a) dans des expériences plus récentes complètent l'ablation de la chaîne nerveuse par une déviation de son extrémité sectionnée. De plus, les premiers auteurs tels MORGAN excisent en même temps que la chaîne nerveuse un volet important de paroi ventrale du corps ôtant du même coup un certain nombre de nerfs segmentaires susceptibles d'intervenir dans la mise en place du régénérat. Dans d'autres cas, des raisons spécifiques voire raciales expliquent ces différences. C'est ainsi qu'en l'absence de chaîne nerveuse, la régénération est inhibée chez Criodrilus lacuum et Myxicola aethetica, alors qu'elle est possible chez Allolobophora caliginosa ; de même chez l'espèce Eisenia foetida, la régénération est impossible en l'absence de la chaîne nerveuse chez la race unicolor (ROZIER, 1960 et AVEL, 1961) et la race Kyoto (OKADA et KAWAKAMI, 1943), alors qu'elle est possible chez la race typica (AVEL, 1932 à 1947 ; HERLIANT-MEEWIS et DELIGNE, 1965).

B - POTENTIALITES REGENERATRICES CAUDALES EN L'ABSENCE DE LA CHAÎNE NERVEUSE

La régénération caudale n'est généralement pas possible chez les Annélides étudiées si l'extrémité sectionnée de la chaîne nerveuse ancienne est absente du front d'amputation. En particulier, elle est inhibée chez tous les Oligochètes étudiés Criodrilus lacuum (JANDA, 1926), Eisenia foetida (BAILEY, 1930 ; BAILEY et BAILEY, 1938), Dero limosa (STOLTE, 1933) et Rhynchelmiss limosella (ZHINKIN, 1936) ainsi que chez les Polychètes Nereis diversicolor (NUSBAUM, 1908) et Spirographis spallanzanii (KIORTSIS et MORAITOU, 1965). Une exception toutefois est représentée par le Polychète Nereis virens chez lequel un petit régénérat peut s'édifier en l'absence de la chaîne nerveuse (HOLMES, 1931 ; BAILEY et BAILEY, 1938) ; ces régénérats caudaux sont toujours incomplets, comme la plupart des régénérats céphaliques obtenus dans les mêmes conditions. Les résultats contradictoires obtenus par NUSBAUM (1908), sur une espèce voisine Nereis diversicolor, résultent de la technique opératoire utilisée ; après ablation de la chaîne nerveuse, cet auteur cautérise sa face de section, mais celle-ci régénère rapidement vers la plaie permettant dans tous les cas une régénération normale en présence de la chaîne nerveuse régénérée.

L'examen de l'ensemble des résultats obtenus après ablation de la chaîne nerveuse démontre donc clairement le rôle important de celle-ci dans les régénérations céphalique et caudale (rôle trophique). En l'absence de la chaîne nerveuse, les potentialités régénératrices sont, suivant les espèces étudiées, nulles ou réduites par rapport à celles des individus normalement innervés. La chaîne nerveuse apparaît donc nécessaire soit à l'initiation même de la régénération antérieure et postérieure de la plupart des Annélides, soit à l'accomplissement du processus de la régénération, bien que de nombreuses variations spécifiques, raciales voire même individuelles aient été relevées par les auteurs ayant étudié ce problème. Deux raisons essentielles ont été évoquées pour tenter d'expliquer ces différences ; elles concernent les variations de capacités morphogénétiques de la paroi du corps en fonction du niveau de section et des espèces considérées (ABELLOOS, 1955 et 1965 a) et la quantité de matériel nerveux mise en jeu. Il convient de souligner à ce propos que la régénération en l'absence de chaîne nerveuse ne signifie nullement régénération en l'absence de système nerveux ; en effet les systèmes nerveux périphérique et autonome restent en place après la suppression de la chaîne nerveuse. C'est ainsi qu'AVEL explique par l'action stimulatrice du système nerveux périphérique, l'édification d'un petit régénérat céphalique chez Eisenia foetida typica obtenu en l'absence de la chaîne ganglionnaire ventrale. De plus KAWAKAMI (1961) constate que la présence d'une demi-chaîne nerveuse au front d'amputation, après ablation dans le sens longitudinal de l'autre moitié sur plusieurs segments de longueur, ne permet que l'édification d'un régénérat céphalique incomplet chez E. foetida. Cet auteur, dans des expériences de "dénervation" sur une distance plus ou moins grande en arrière du front de décapitation, montre qu'il existe une relation entre le nombre de fibres nerveuses proches de la surface de section et l'aspect du régénérat obtenu. En effet, en pratiquant une décapitation chez Eisenia derrière le 5ème segment, suivie d'une ablation de la chaîne nerveuse soit du 7ème segment, soit des 7, 8, 9 et 10èmes segments, il constate dans le premier cas que la restitution d'une chaîne nerveuse mince dans le segment "dénervé" permet la régénération de 3 segments au lieu de 5 normalement, alors que dans le deuxième cas la chaîne nerveuse n'étant pas reconstituée dans les 4 segments "dénervés" la régénération se limite à la formation d'un petit bourgeon. Les différents résultats obtenus chez Eisenia foetida permettent donc de penser que si le système nerveux présent après ablation de la chaîne nerveuse peut dans certains cas provoquer la mise en place d'un

régénérat, par contre une quantité plus importante de tissu nerveux semble requise pour que l'organisation complète du régénérat puisse s'accomplir. De même ABELOOS et THOUVENY (1960) estiment que chez le Polychète Magalia perarmata le gradient antéro-postérieur de régénération céphalique correspond à une diminution de la proportion de tissu nerveux présent sur les faces de section.

II - ROLE DE LA CHAÎNE NERVEUSE DANS L'INDUCTION D'UNE MORPHOGENÈSE SUPPLÉMENTAIRE

Cette étude a été réalisée chez les Oligochètes et les Polychètes (Tableau 2) grâce à différents types d'expériences (section, déviation, implantation de la chaîne nerveuse et greffe d'un tronçon de corps) que nous examinerons successivement.

A - SECTION DE LA CHAÎNE NERVEUSE

La section de la chaîne nerveuse ventrale peut provoquer l'induction d'une néoformation là où la face de section de la chaîne nerveuse est en contact avec la paroi du corps blessée. C'est ainsi que chez Eisenia foetida (MORGAN, 1902) une petite tête supplémentaire apparaît dans la région antérieure du corps, après ablation de la chaîne nerveuse, au niveau où l'extrémité blessée de celle-ci est en contact avec la paroi du corps sectionnée. De même, chez Lumbriculus variegatus (HAFFNER, 1928 ; COLLEY, 1931), la rupture de la chaîne nerveuse, par excision d'un fragment de paroi médio-ventrale de corps, induit une morphogenèse surnuméraire dont la nature (céphalique ou caudale) dépend du territoire (antérieur ou postérieur) dans lequel est effectuée la section. Enfin, chez le Polychète Myxicola aesthetica (OKADA, 1934) la simple section de la chaîne nerveuse induit l'édification de rudiments de tête en nombre égal à celui de coupures.

B - DEVIATION DE LA CHAÎNE NERVEUSE

La déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi latérale (Eisenia foetida race typica (AVEL, 1930 à 1950) et race Kyoto (OKADA et KAWAKAMI, 1943), Spirographis spallanzanii (KIORTSIS et MORAITOU, 1965)) ou dorsale (Eisenia foetida race Kyoto et Spirographis spallanzanii) ou ventrale (Spirographis spallanzanii) induit une morphogenèse surnuméraire au niveau de contact entre l'extrémité de la chaîne nerveuse déviée et la paroi du corps sectionnée.

Classe	Type d'opération	Induction d'une tête surnuméraire	Induction d'une queue surnuméraire	Aucune induction de morphogenèse	Remarques sur les facteurs déterminant la qualité du régénérat obtenu	
OLIGOCHETES	1 Section de la chaîne nerveuse	- dans la région antérieure du corps	MORGAN (1902) <u>Eisenia foetida</u> HAFFNER (1928) et COLLEY (1931) <u>Lumbriculus variegatus</u>			<u>Lumbriculus variegatus</u> niveau de la section de la chaîne nerveuse le long de l'axe antéro-postérieur du corps
		- dans la région postérieure du corps		HAFFNER (1928) et COLLEY (1931) <u>Lumbriculus variegatus</u>		
	2 Déviation de la chaîne nerveuse	- dans la région antérieure du corps	AVEL (1930 à 1950) <u>Eisenia foetida</u> OKADA et KAWAKAMI (1943) <u>Eisenia foetida</u> (race <u>Kyoto</u>)			<u>Eisenia foetida typica</u> niveau de la déviation de la chaîne nerveuse le long de l'axe antéro-postérieur du corps
		- dans la région moyenne du corps			AVEL (1930 à 1950) <u>Eisenia foetida typica</u>	
	3 Implantation de la chaîne nerveuse	- dans la région antérieure et moyenne du corps	AVEL (1930) <u>Lombriocens</u> OKADA et KAWAKAMI (1943) <u>Eisenia foetida</u> (race <u>Kyoto</u>) OKADA et TOZAWA (1944) <u>Eisenia foetida</u> (race <u>Tokyo</u>) (moitié antérieure du corps)			<u>Eisenia foetida</u> (race <u>Kyoto</u>) niveau d'implantation de la chaîne nerveuse le long de l'axe antéro-postérieur du corps origine de l'implant nerveux
		- dans la région postérieure du corps		OKADA et TOZAWA (1944) <u>Eisenia foetida</u> (race <u>Tokyo</u>) (dans la moitié postérieure du corps)	OKADA et KAWAKAMI (1943) <u>Eisenia foetida</u> (race <u>Kyoto</u>)	<u>Eisenia foetida</u> (race <u>Tokyo</u>) niveau d'implantation de la chaîne nerveuse le long de l'axe antéro-postérieur du corps
	4 Greffe d'un tronçon de corps sur une face de section postérieure du corps	- la polarité dorso-ventrale du greffon étant conforme à celle du porteur			ZHINKIN (1936) <u>Rhynchelmis limosella</u>	
		- la polarité dorso-ventrale du greffon étant inversée par rapport à celle du porteur		ZHINKIN (1936) <u>Rhynchelmis limosella</u>		
	POLYCHETES	1 Section de la chaîne nerveuse	à tous les niveaux le long de l'axe antéro-postérieur du corps	OKADA (1934) <u>Myxicola aesthetica</u>		
		2 Déviation de la chaîne nerveuse	face antérieure de la chaîne nerveuse déviée	KIORTSIS et MORAITOU (1965) <u>Spirographis spallanzanii</u>		<u>Spirographis spallanzanii</u> polarité de la chaîne nerveuse
face postérieure de la chaîne nerveuse déviée				KIORTSIS et MORAITOU (1965) <u>Spirographis spallanzanii</u>		
3 Implantation de la chaîne nerveuse	a) de région antérieure	SAYLES (1939 à 1943) <u>Clymenella torquata</u>			<u>Clymenella torquata</u> origine de l'implant nerveux niveau d'implantation de la chaîne nerveuse le long de l'axe antéro-postérieur du corps	
	- dans la moitié antérieure du corps					
	- dans la moitié postérieure du corps		SAYLES (1939 à 1943) <u>Clymenella torquata</u>		polarité de la chaîne nerveuse	
	b) de région postérieure		SAYLES (1939 à 1943) <u>Clymenella torquata</u>			

TABLEAU 2 - Revue bibliographique relative au rôle de la chaîne nerveuse ventrale dans l'induction d'une morphogenèse régénératrice supplémentaire chez les Annelides Oligochètes et Polychètes.

1915
1944

La nature de la néoformation obtenue dépend de certains facteurs variant suivant l'espèce étudiée.

Chez l'Oligochète Eisenia foetida, une tête se développe dans la région antérieure du corps conformément à la nature céphalique du territoire de régénération chez les deux races typica et Kyoto ; par contre, dans la région moyenne du corps, normalement incapable de régénérer une tête chez Eisenia foetida typica, aucune morphogenèse n'est induite par la déviation de la chaîne nerveuse. Chez le Polychète Spirographis spallanzanii, la qualité (céphalique ou caudale) du régénérat surnuméraire obtenu dépend de la nature (antérieure ou postérieure) de la face de section de la chaîne nerveuse déviée et ceci quels que soient le niveau ou le secteur du corps considérés ; toutefois selon les auteurs, le secteur latéral apparaît comme étant le plus favorable.

En outre, OKADA et KAWAKAMI constatent que la polarité dorso-ventrale de la tête supplémentaire induite sur la face dorsale d'Eisenia foetida (Kyoto) est déterminée par la chaîne nerveuse déviée ; "le côté qui est directement contigu à la chaîne nerveuse devient toujours ventral et le côté opposé plus éloigné de la chaîne nerveuse devient dorsal".

C - IMPLANTATION DE LA CHAÎNE NERVEUSE

1 - Chez les Oligochètes

De même que la section ou la déviation de la chaîne nerveuse, la greffe d'un fragment de chaîne nerveuse dans la paroi dorsale du corps chez les Lombriciens (AVEL, 1930) et plus particulièrement chez Eisenia foetida (OKADA et Coll., 1943 et 1944) provoque aussi un processus morphogénétique. Ces auteurs ont d'ailleurs confirmé par cette expérience le rôle de la paroi du corps dans la détermination de la néoformation induite. Ils constatent en effet chez cette espèce que l'induction d'une tête est observée chez la race Kyoto (OKADA et KAWAKAMI, 1943) et la race Tokyo (OKADA et TOZAWA, 1944) dans la moitié antérieure du corps et celle d'une queue chez la race Tokyo dans la moitié postérieure. D'autre part, OKADA et KAWAKAMI (1961) mettent en évidence le rôle de l'origine de l'implant nerveux dans l'importance de la morphogenèse induite, la polarité de la chaîne nerveuse étant indifférente ; c'est ainsi, selon ces auteurs, qu'un implant nerveux postérieur greffé dans la région céphalique produit une tête moins développée qu'un implant de région moyenne et quelle que soit l'orientation de l'implant nerveux. Ces mêmes auteurs précisent en outre l'aspect quantitatif de l'action inductrice de la chaîne nerveuse en greffant 1, 2 ou 4 fragments de celle-ci

dans la région moyenne du corps ; la greffe d'un seul fragment provoque, dans cette région normalement incapable de régénérer, l'apparition d'une tête surnuméraire qui est cependant moins développée que celle obtenue dans la région antérieure du corps ; la greffe de 2 ou 4 fragments au lieu d'un seul augmente encore les capacités régénératrices.

2 - Chez les Polychètes

Chez Clymenella torquata (SAYLES, 1939 à 1943), la greffe de fragments de chaîne nerveuse dans la paroi latéro-dorsale à différents niveaux du corps provoque l'induction de morphogénèses surnuméraires dont la nature dépend à la fois de l'origine de l'implant, du lieu d'implantation et de la polarité de la chaîne nerveuse. C'est ainsi qu'un implant nerveux de région postérieure induit une néoformation caudale quel que soit le niveau de l'implantation. Par contre, un implant nerveux de région antérieure induit une morphogénèse céphalique ou caudale suivant la nature (antérieure ou postérieure) du territoire dans lequel la chaîne nerveuse est greffée. Enfin, les faces de section du greffon en contact avec la paroi du corps doivent être respectivement la face antérieure pour un implant de région céphalique et la face postérieure pour un implant de région caudale pour qu'une morphogénèse apparaisse.

D - GREFFE D'UN TRONCON DE CORPS SUR UNE FACE DE SECTION POSTERIEURE

Chez Rhynchelmis limosella (ZHINKIN, 1936), la greffe sur une face de section postérieure d'un tronçon de corps dont la polarité dorso-ventrale est inversée par rapport à celle du porte-greffe provoque, au niveau de contact entre parois du greffon et du porte-greffe et en regard de la chaîne nerveuse du porte-greffe, la poussée d'une queue surnuméraire ; par contre, aucune néoformation n'apparaît au contact de ces mêmes parois avec la chaîne nerveuse du greffon. L'action trophique de la chaîne nerveuse semble donc polarisée. La même opération réalisée en greffant les deux tronçons selon une polarité dorso-ventrale conforme n'aboutit jamais à une induction de queue surnuméraire ; en effet dans ce cas les fibres nerveuses du porte-greffe s'associent à celles de la chaîne nerveuse du greffon.

Les expériences de section, de déviation et de greffe de chaîne nerveuse démontrent donc qu'il est possible d'induire un processus de régénération là où une chaîne nerveuse sectionnée est mise en contact avec le

tégument (rôle inducteur). Toutefois, la qualité des régénérats induits dans ces conditions apparaît dépendre d'une part de l'origine et de la polarité de l'implant nerveux, d'autre part du niveau de contact sur l'axe antéro-postérieur du corps entre le front de section de la chaîne nerveuse et le tégument.

L'examen de l'ensemble des résultats obtenus après "dénervation", déviation ou greffe de chaîne nerveuse permet de considérer que la chaîne nerveuse des Annélides joue un rôle fondamental dans la régénération en assurant le déroulement normal de celle-ci ou encore en induisant une morphogenèse supplémentaire (rôle trophique). Par contre, peu de résultats concernent le rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation des régénérats. Il nous a donc semblé utile de reconsidérer le problème du rôle de la chaîne nerveuse non pas dans le déclenchement de la morphogenèse régénératrice, mais plutôt dans l'organisation du régénérat. Nous nous proposons d'aborder cette étude chez les Nereidae (Annélides Polychètes).

Dans une première partie nous étudierons les potentialités régénératrices caudales et parapodiales après suppression d'une partie du système nerveux afin de connaître les modalités de son action au cours de la régénération. Nous consacrerons la deuxième partie à l'étude du rôle de la chaîne nerveuse dans l'organisation du régénérat caudal notamment dans la mise en place des gradients de différenciation dorso-ventral et antéro-postérieur.

MATERIEL ET METHODES

I - MATERIEL

Trois espèces de Nereidae (Annélides Polychètes) ont été utilisées (Nereis diversicolor O.F. Müller, Nereis pelagica Linné et Perinereis cultrifera Grube). Elles ont été récoltées à Petit Fort Philippe (Nord) (N. diversicolor), Wimereux (Pas-de-Calais) (N. pelagica), Luc-sur-Mer (Calvados) (P. cultrifera). Chez ces Polychètes, la régénération n'est possible qu'en direction caudale.

Seuls les individus de taille moyenne sont utilisés dans nos expériences (3 à 6 cm de longueur soit 50 à 80 segments pour N. diversicolor et 70 à 90 segments pour N. pelagica et 8 à 15 cm de longueur soit 90 à 110 segments pour P. cultrifera).

II - TECHNIQUES

A - ELEVAGE

Les Nereis sont élevées séparément dans des bocaux contenant 200 cm³ d'eau de mer filtrée ou non et recouverts d'un opercule. Un morceau de papier filtre ou du sable de Fontainebleau sont ajoutés à l'eau d'élevage afin de recueillir les mucosités sécrétées par les Nereis. L'élevage est conduit à la température de 16 - 19° C pour N. diversicolor, de 13° pour N. pelagica et de 13 à 15° C pour P. cultrifera. L'eau est renouvelée régulièrement. Les animaux sont alimentés ou non avec des Entéromorphes.

B - TECHNIQUE OPERATOIRE

Les Nereis sont opérées après anesthésie (10 à 15 minutes) dans une solution de chlorbutol à 1 % dans de l'eau de mer filtrée (N. diversicolor, P. cultrifera) ou de M.S. 222 (N. pelagica). Nous ne rapporterons ici que la technique d'ablation locale de la chaîne nerveuse représentant l'expérience fondamentale réalisée dans notre étude. Les autres types d'expériences seront précisés au cours de l'exposé. Dans tous les cas les Nereis sont opérées au minimum 10 jours après la récolte afin de limiter au maximum les accidents postopératoires.

L'ablation de la chaîne nerveuse est pratiquée sur une distance correspondant à plusieurs segments au niveau des 2/3 postérieurs de l'animal et complétée par une déviation des extrémités sectionnées de la chaîne nerveuse respectivement en direction antérieure et postérieure afin d'éviter la régénération et le raccordement de celle-ci (fig. 1). Le protocole opératoire est le suivant. La chaîne nerveuse est d'abord mise à nu par découpage d'un volet de tégument médio-ventral, le plus étroit possible, sur une longueur de cinq segments environ (fig. 1 a). Elle est sectionnée transversalement dans le milieu de la fenêtre puis dégagée de ses adhérences avec la musculature environnante et le vaisseau sanguin ventral. Les deux extrémités de la chaîne nerveuse ainsi obtenues sont alors tirées respectivement en direction antérieure et postérieure à l'aide d'une aiguille de tungstène effilée et recourbée en crochet (fig. 1 b) et amenées à l'extérieur du corps par une fente dans la paroi ventrale du corps. Les deux bords de la plaie médio-ventrale sont suturés à l'aide d'agrafes en argent (fig. 1 c).

C - TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

L'examen histologique est effectué selon les méthodes de la microscopie classique. Les pièces sont fixées au Bouin-Hollande sans acide acétique après une anesthésie de courte durée (5 minutes). Les pièces sont ensuite incluses dans la paraffine et débitées en coupes sériées de 5 à 7 μ d'épaisseur transversales ou longitudinales (sagittales ou frontales). Les coupes sont colorées par la méthode trichromique de Prenant (variante de Gabe) ou par l'Azan.

III - METHODOLOGIE

Afin de préciser les limites de nos interventions opératoires relatives à la dénervation, il convient de rappeler l'anatomie du système nerveux et l'histologie des nerfs des Annelides Polychètes et plus précisément des Nereidae.

A - ANATOMIE DU SYSTEME NERVEUX DES ANNELIDES POLYCHETES

Il comprend un système nerveux central, un système nerveux périphérique et un système nerveux viscéral (BULLOCK et HORRIDGE, 1965).

Figure 1 - Technique d'ablation de la chaîne nerveuse chez Nereis.

ag : agrafe en argent ; cn : chaîne nerveuse ; cr : crochet ;

fea : fente antérieure ; fep : fente postérieure ; i : intestin.

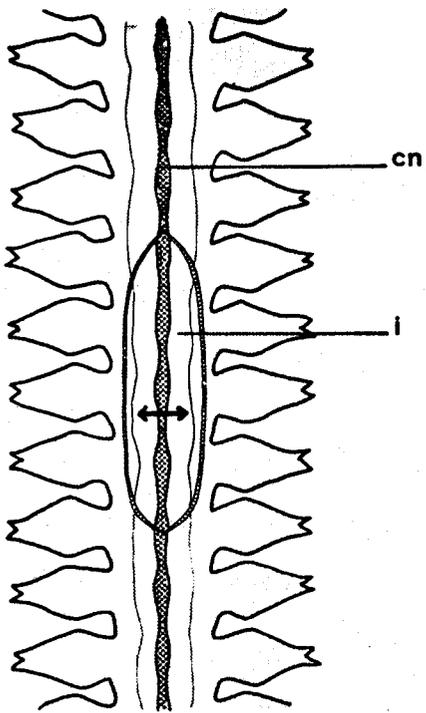


Fig. 1a

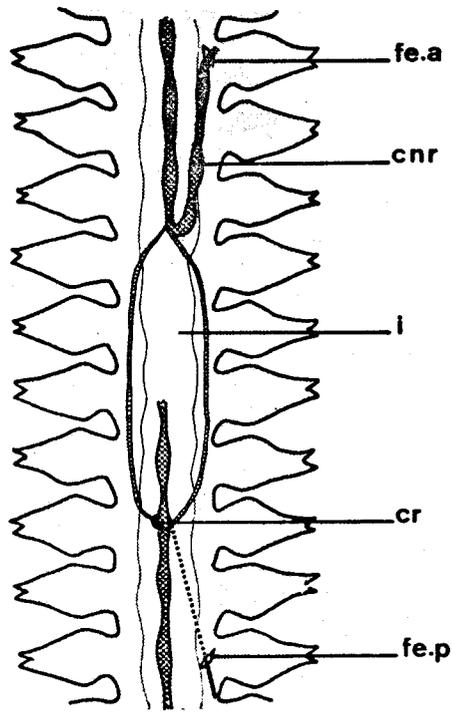


Fig. 1b

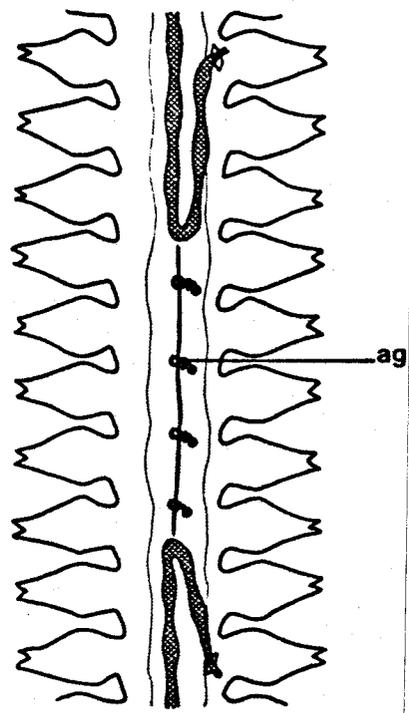


Fig. 1c



1 - Le système nerveux central

Il se compose d'une paire de ganglions supraoesophagiens (= cerveau), d'un collier périoesophagien et d'une chaîne ventrale constituée d'une succession de paires de ganglions segmentaires soudés, reliées entre elles par deux cordons longitudinaux accolés.

2 - Le système nerveux périphérique

Il comprend :

a) Des nerfs segmentaires - Ils sont notamment représentés par 4 nerfs transversaux issus de chaque ganglion de la chaîne ventrale chez Nereis (SMITH, 1957) et 1 nerf longitudinal ventro-latéral de chaque côté de la chaîne nerveuse (fig. 2).

b) Des ganglions périphériques - Ils sont formés de petits amas de cellules nerveuses placés le long du trajet des nerfs ; les ganglions pédiéux (1 paire par segment) constituent les plus importants.

c) Des récepteurs - Ils sont représentés par les nombreuses cellules sensorielles épidermiques (plusieurs milliers par segment) situées entre les cellules épidermiques banales.

d) Des plexus périphériques dont la structure est encore mal comprise. Situés essentiellement sous l'épiderme, ils sont constitués d'un réseau nerveux mettant vraisemblablement en communication les cellules sensorielles très nombreuses avec les cordons nerveux épidermiques en nombre plus réduit (36 à 40 par segment chez Nereis d'après SMITH).

3 - Le système nerveux viscéral

Il est formé par un ensemble de cellules nerveuses et de fibres nerveuses formant des plexus dans la paroi du tube digestif. Des connectifs les mettent en relation avec le cerveau et avec la première paire de ganglions ventraux.

B - HISTOLOGIE DES NERFS DES ANNELIDES POLYCHETES

Les cordons nerveux du système nerveux central et du système nerveux périphérique sont formés de fibres axonales et présentent des corps cellulaires tout le long de leur trajet.

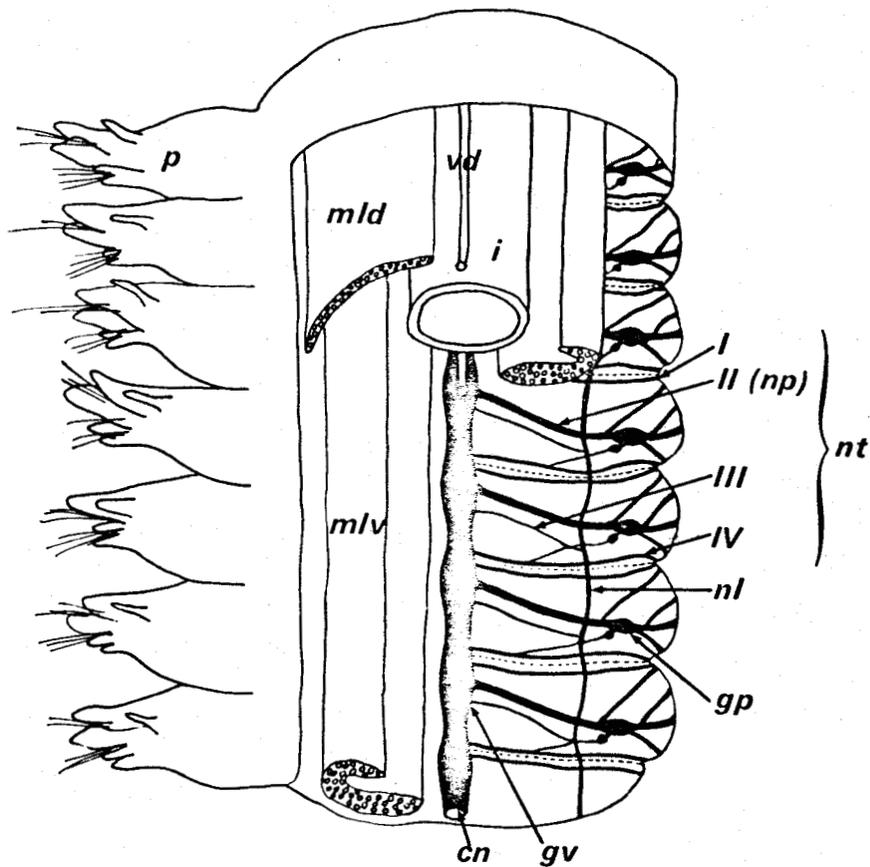


Figure 2 - Anatomie de la chaîne nerveuse et des nerfs segmentaires dans quelques segments chez Nereis.

cn : chaîne nerveuse ; gp : ganglion pédieux ; gv : ganglion de la chaîne nerveuse ventrale ; i : intestin ; mld : musculature longitudinale dorsale ; mlv : musculature longitudinale ventrale ; nl : nerf latéral ; np : nerf parapodial ; nt : nerfs transversaux (I, II, III, IV) ; p : parapode ; vd : vaisseau sanguin dorsal (d'après SMITH, 1957).



La structure des cordons nerveux des Annélides diffère donc de celle des nerfs des Vertébrés composés uniquement de fibres axonales.

L'ablation de la chaîne nerveuse laisse donc en place dans les segments opérés le système nerveux périphérique et le système nerveux autonome et avec eux les corps cellulaires des cordons nerveux et ganglions périphériques. Cette opération n'aboutit donc pas à une dénervation totale. Néanmoins, pour des commodités de langage, nous qualifierons de "dénervés" les segments dépourvus de chaîne nerveuse.

PREMIERE PARTIE

POTENTIALITES REGENERATRICES DES NEREIS "DENERVEES"

CHAPITRE I

ROLE DE LA CHAÎNE NERVEUSE VENTRALE DANS LA REGENERATION CAUDALE.

Dans le but de délimiter le rôle de la chaîne nerveuse au cours de la régénération, nous avons procédé à l'étude morphologique et histologique comparative de la régénération caudale des Nereis en présence (témoins) et en l'absence ("dénervées") de la chaîne nerveuse ventrale.

I - TECHNIQUE

Les Nereis "dénervées" sont amputées de leur partie postérieure par section transversale au niveau du dernier intersegment de la zone "dénervée" (fig. 3). L'amputation des segments postérieurs est réalisée immédiatement après la "dénervation" afin de limiter au maximum l'autotomie de la zone "dénervée".

Corrélativement, des Nereis intactes servant de témoins subissent une amputation postérieure au même niveau que les "dénervées" par section transversale dans un intersegment des 2/3 postérieurs de l'animal.

Dans tous les cas les tronçons postérieurs sont éliminés.

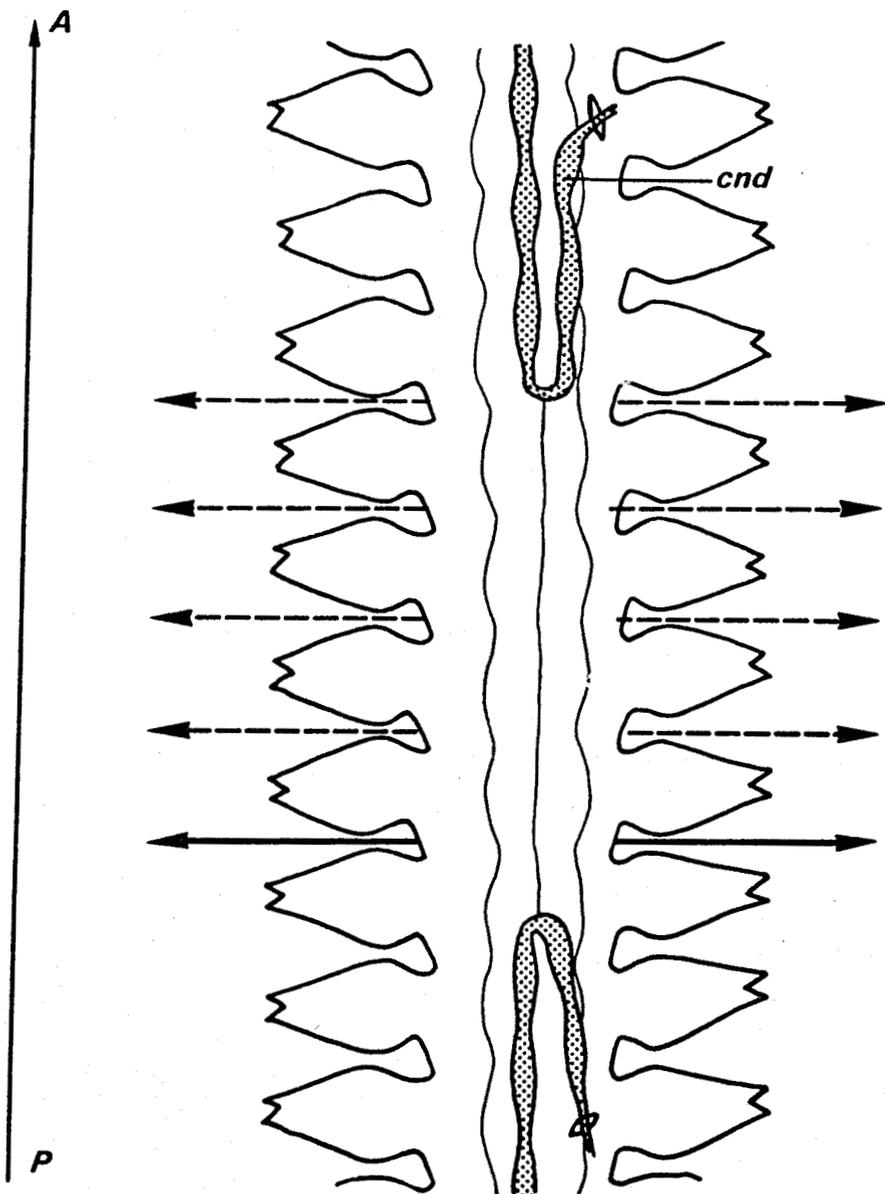
II - RESULTATS

Ils sont consignés dans les tableaux 3, 4, 5.

Pratiquement toutes les Nereis opérées subissent une autotomie soit dans la zone "dénervée" soit devant celle-ci. Le nombre de Nereis "dénervées" éliminées soit par autotomie antérieure à la zone opérée, soit à la suite de mort postopératoire est supérieur à la moitié des individus opérés ; il reste ainsi 31 % (N. diversicolor), 48 % (N. pelagica) ou 43 % (P. cultrifera) d'individus dont le front de section est dépourvu de l'extrémité sectionnée de la chaîne nerveuse. Nous ne retiendrons dans nos résultats que les individus chez lesquels le plan d'autotomie se situe dans la zone "dénervée" ; celle-ci est alors comprise entre 1/2 et 3 segments et dans certains cas elle est pratiquement nulle, la partie coudée de la chaîne nerveuse se trouvant à proximité immédiate du niveau d'autotomie (fig. 3).

Figure 3 - Niveau de section dans la zone "dénervée" (en trait plein) et niveaux des autotomies observées après "dénervation" (en pointillé).

↑^A_P : axe antéro-postérieur de la Nereis ; end : chaîne nerveuse déviée.



BUS
LILLE

Nereis	Nombre d'individus				Régénération		
	opérés	: subissant une autotomie antérieure à la zone opérée :	: morts en cours d'expérience :	: restant :	Absente	: Normale	: Incomplète
"dénervées"	176	: 90 (51 %)	: 31 (18 %)	: <u>55</u> (31%)	4 (7 %)	: 6 (11 %)	: 45 (82 %)
témoins	34	: 0	: 5 (15 %)	: <u>29</u> (85%)	2 (7 %)	: 27 (93 %)	: 0

TABLEAU 3 - Régénération caudale chez Nereis diversicolor en l'absence de chaîne nerveuse.

Nereis	Nombre d'individus				Régénération		
	opérés	: subissant une autotomie antérieure à la zone opérée :	: morts en cours d'expérience :	: restant :	Absente	: Normale	: Incomplète
"dénervées"	113	: 31 (28 %)	: 28 (24 %)	: <u>54</u> (48%)	2 (4 %)	: 7 (3 %)	: 45 (83 %)
témoins	18	: 0	: 0	: <u>18</u> (100%)	0	: 18 (100 %)	: 0

TABLEAU 4 - Régénération caudale chez Nereis pelagica en l'absence de chaîne nerveuse.

Nereis	Nombre d'individus				Régénération		
	opérés	: subissant une autotomie antérieure à la zone opérée :	: morts en cours d'expérience :	: restant :	Absente	: Normale	: Incomplète
"dénervées"	75	: 23 (31 %)	: 20 (26 %)	: <u>32</u> (43%)	0	: 15 (45 %)	: 17 (55 %)
témoins	20	: 0	: 1	: <u>19</u> (95%)	1 (5 %)	: 18 (95 %)	: 0

TABLEAU 5 - Régénération caudale chez Perinereis cultrifera en l'absence de chaîne nerveuse.



Les résultats relatifs à la régénération caudale des Nereis "dénervées" montrent que la morphogenèse régénératrice est indépendante du nombre de segments "dénervés" précédant le front de section. La régénération est soit nulle, soit normale, soit incomplète. Nous examinerons chacun de ces différents cas.

- Absence de régénération - Dans ce cas, les Nereis cicatrisent dans un délai normal (2 à 3 jours après l'amputation), mais ne présentent aucune néoformation caudale pendant toute la durée de l'expérience. Cette observation concerne particulièrement N. diversicolor, espèce chez laquelle 7 % des individus "dénervés" et des témoins présentent ce phénomène. Par contre, l'absence de régénération après amputation est beaucoup plus rare chez N. pelagica (2 cas sur 54 individus "dénervés") et chez P. cultrifera (1 cas sur 19 individus "dénervés").

- Régénération normale - Elle concerne la majorité des témoins mais aussi quelques Nereis "dénervées". Dans ce cas, la zone caudale amputée est restituée dans sa plus grande partie ; toutefois, le nombre de segments régénérés est toujours inférieur à celui des segments éliminés par la section.

L'examen histologique des Nereis "dénervées" régénérant normalement a montré que la chaîne nerveuse ancienne se prolonge jusqu'à l'extrémité du régénérat comme chez les témoins ; il s'agit soit d'individus dont la chaîne nerveuse lésée au niveau de sa partie coudée a régénéré en direction caudale, soit d'individus dont l'extrémité recourbée de la chaîne nerveuse sectionnée a glissé vers l'arrière et régénéré comme chez les témoins. Dans ce cas, la régénération des individus "dénervés" peut être assimilée à celle des témoins.

- Régénération incomplète - Elle concerne la majorité des Nereis "dénervées" restant en expérience, 82 % et 83 % respectivement chez N. diversicolor et N. pelagica et 55 % chez P. cultrifera ; par contre, elle n'a jamais été observée chez les témoins. Le régénérat obtenu se caractérise essentiellement par sa petite taille (régénérat hypomorphe) et l'absence de parapodes et de cirres anaux.

Les résultats expérimentaux obtenus montrent qu'aucune différence importante ne permet de distinguer le comportement des trois espèces de Nereis étudiées après "dénervation" et amputation ou amputation seule. Nous envisagerons donc l'étude de la régénération caudale normale (témoins) puis celle de la régénération des individus "dénervés" principalement chez

N. diversicolor en considérant successivement la morphologie puis l'histologie des régénérats. Au cours de cet exposé, nous signalerons les particularités et les différences observées chez les deux autres espèces étudiées.

A - ETUDE MORPHOLOGIQUE DE LA REGENERATION CAUDALE

1 - Régénération caudale des Nereis normales

Le processus de régénération des Nereis témoins comprend trois phases essentielles décrites par BOILLY (1968) chez N. diversicolor : la mise en place du blastème de régénération, la différenciation de ce blastème aboutissant à l'édification du pygidium, l'allongement et l'organisation du régénérat en segments sétigères.

L'évolution de la régénération des témoins est représentée dans le tableau 6 et la figure 4. Il convient de signaler que les délais d'apparition des différents stades de la régénération sont sujets à des variations individuelles considérables ; les temps notés dans notre exposé correspondent à ceux de la majorité des individus observés.

a) Mise en place du blastème de régénération

Immédiatement après la section, le tube digestif subit un mouvement d'extroversion ; les bords libres de l'intestin sectionné se retournent et viennent en contact avec l'épiderme proche de la surface de section. La résorption de l'extrusat intestinal s'effectue rapidement, corrélativement à l'invagination locale de l'épiderme contigu à la plaie. En même temps, un contact s'établit entre les bords libres de la paroi du corps et de l'intestin. La soudure entre celles-ci intervient 2 à 3 jours après la section, époque à laquelle le processus de la cicatrisation est achevé. Au niveau de la jonction des deux tissus impliqués dans la cicatrisation, un soulèvement épidermique périntestinal, d'abord plus important sur la face ventrale, aboutit dans un délai de 5 à 6 jours après l'amputation à l'édification d'un anneau non pigmenté, cylindrique et trapu de 200 μ de diamètre et 50 à 100 μ de longueur traversé par le tube digestif ; il représente le blastème annulaire indifférencié. On peut repérer à ce stade et dans certains cas le vaisseau sanguin péréal.

b) Différenciation du blastème de régénération

Le début de la différenciation du régénérat se manifeste

Phases évolutives	Stades successifs	Témoins	"Dénervées"
I - Mise en place du blastème de régénération	- Cicatrisation - Edification du blastème de régénération	+ (2 à 3 j) + (5 à 7 j)	+ (2 à 3 j) + (5 à 7 j)
II - Différenciation du blastème de régénération	Différenciation - des 2 mamelons anaux - du vaisseau sanguin périanal - des 2 cirres anaux - de la musculature pygidiale	+ (6 à 8 j) + (6 à 8 j) + (7 à 8 j) + (7 à 8 j)	- + (6 à 8 j) - + (7 à 8 j)
	Pygidium		
III - Allongement et organisation du régénérat	- Allongement du régénérat - Organisation du régénérat A - Segmentation du régénérat . apparition des premiers vaisseaux sanguins transversaux . différenciation de 3 à 4 segments . différenciation de 7 à 9 segments . différenciation de 10 à 14 segments B - Différenciation parapodiale . apparition des ébauches parapodiales . apparition des premiers cirres dorsaux . apparition des premiers cirres ventraux . apparition des acicules et des soies - Croissance segmentaire : longitudinale transversale	+ (environ 60j) + (9 à 10 j) + (12 à 15 j) + + (30 j environ) + (12 à 15 j) + + + (18 à 20 j) + + +	+ (environ 60 j) + (9 à 10 j) + (15 à 20 j) + (30 à 50 j) - - - - - +

TABLEAU 6 - Régénération postérieure chez Nereis diversicolor normales (témoins) et "dénervées" (17°C ± 1). Les stades présents sont notés +. Les stades n'apparaissant pas au cours de la régénération sont notés -. Entre parenthèses : nombre de jours^(j) après la section.

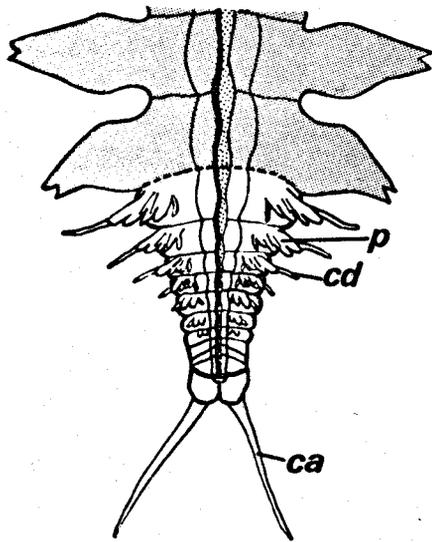
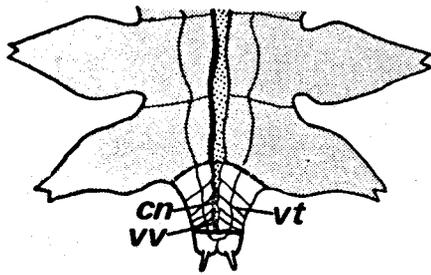
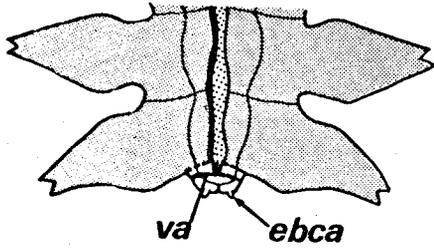
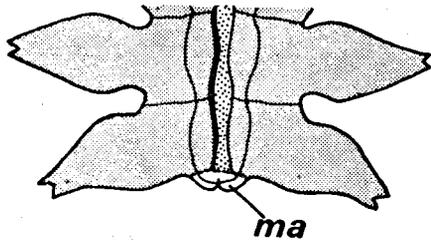
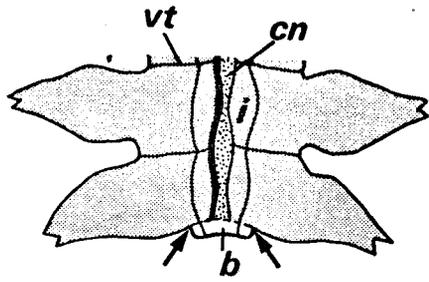


Figure 4 - Régénération postérieure de Nereis normales (témoins) et "dénervées". Schéma de l'évolution des régénérats. L'échelle des temps est donnée en jours (j) (les flèches indiquent le niveau de section).

 souche ;  régénérat ; $\begin{matrix} \uparrow \\ \text{A} \\ \text{P} \end{matrix}$: axe antéro-postérieur de l'animal. a : anus ; b : blastème de régénération ; ca : cirre anal ; cd : cirre dorsal ; cn : chaîne nerveuse ; ebca : ébauche de cirre anal ; FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; i : intestin ; ma : mamelon anal ; p : parapode ; va : vaisseau sanguin anal ; vd : vaisseau sanguin dorsal ; vt : vaisseau transversal ; vv : vaisseau sanguin ventral.

TEMOINS

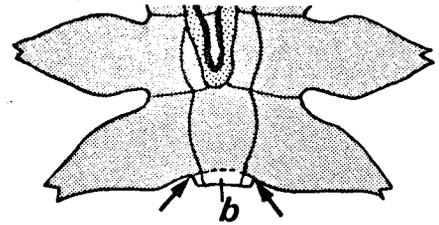
A
↑
P



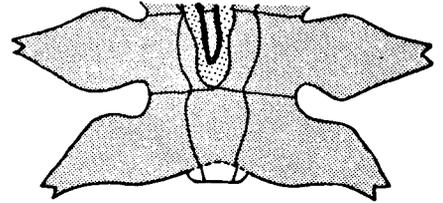
FV

"DENERVEES"

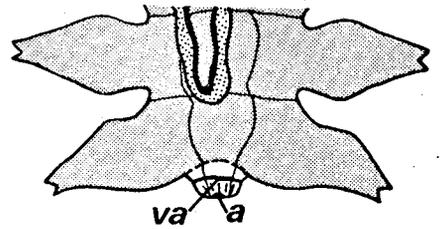
6j



7j



8j



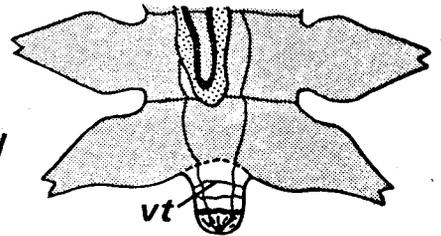
13j



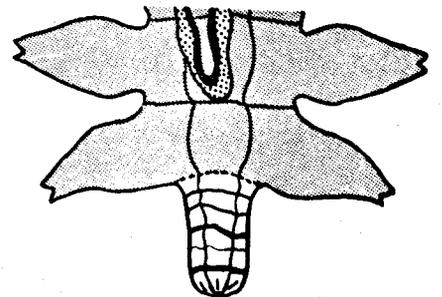
FD



FD



20j



1mm

FV

par l'apparition à l'extrémité ventrale du blastème de deux petits mamelons (environ 7 jours après la section) sur lesquels s'individualisent rapidement (7 à 8 jours après la section) les ébauches des cirres anaux. Pendant ce même temps, le vaisseau sanguin périanal apparaît nettement dans le blastème de régénération et l'orifice anal jusqu'alors béant se rétrécit sous l'effet de la contraction des fibres musculaires circulaires du sphincter anal. Environ 13 à 15 jours après l'amputation, le blastème bien différencié a la morphologie typique d'un pygidium.

c) Allongement et organisation du régénérat

Le régénérat continue à s'allonger en même temps qu'il se différencie. Nous distinguerons deux phases au cours de cette différenciation : la segmentation du régénérat, la différenciation des parapodes.

α) Segmentation du régénérat

L'allongement du régénérat se manifeste d'abord par l'apparition d'une zone claire prépygidiale courte (100 à 150 μ de longueur) 8 à 9 jours après la section. Elle est traversée dorsalement et ventralement respectivement par les vaisseaux sanguins longitudinaux dorsal et ventral différenciés à partir des vaisseaux sanguins correspondants de la souche et réunis par le vaisseau périanal. Cet espace clair représente la zone de prolifération. Peu après (9 à 10 jours après la section) apparaissent, entre la zone de croissance prépygidiale et le dernier segment de la souche, les premiers vaisseaux sanguins transversaux représentant les premiers indices de la segmentation du régénérat. Les premiers segments formés sont repoussés vers l'avant au fur et à mesure que de nouveaux segments se différencient, les segments les plus postérieurs étant toujours les plus jeunes.

β) Différenciation des parapodes (fig. 5)

Pendant que le régénérat continue à s'allonger et à se segmenter, les ébauches de parapodes apparaissent sur les premiers segments néoformés (Pl. I, fig. a). Dans un délai de 12 à 15 jours après la section, deux petites saillies latérales se différencient sur la partie postérieure du premier segment régénéré, de chaque côté de l'axe médio-ventral et à proximité immédiate de celui-ci. Ces deux protubérances sont juxtaposées dans un plan légèrement oblique par rapport à l'axe du corps. Elles augmentent de taille et différencient chacune un cirre parapodial ; l'ébauche de

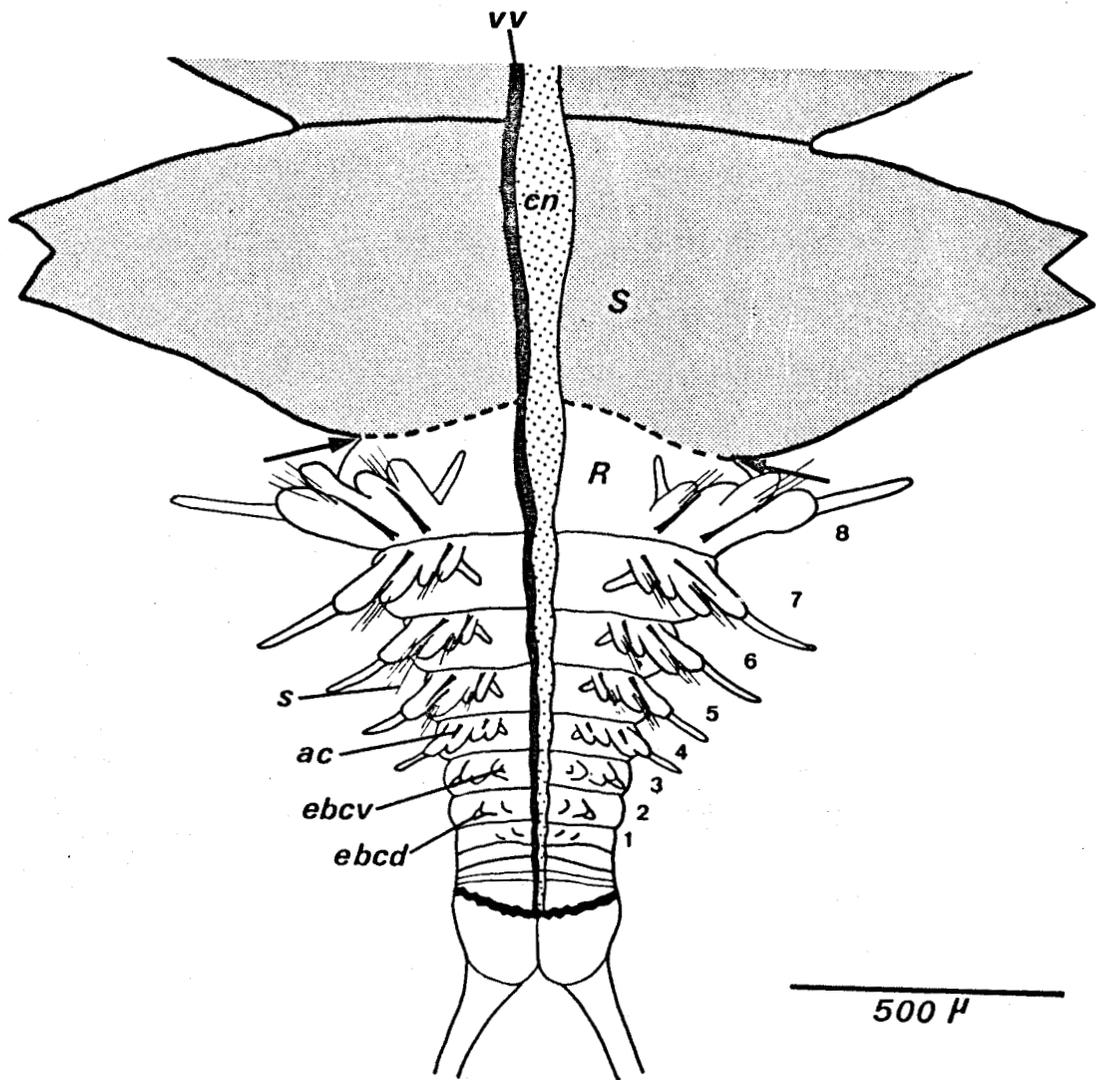


Figure 5 - Régénération postérieure chez les Nereis normales (témoins). Aspect de la face ventrale 20 jours environ après la section (les flèches indiquent le niveau d'amputation). Remarquer l'évolution de la différenciation parapodiale de l'apex à la base du régénérat (1 à 8).
 ac : acicule ; cn : chaîne nerveuse ; ebcd : ébauche de cirre parapodial dorsal ; ebcv : ébauche de cirre parapodial ventral ; R : régénérat ; S : souche ; s : soie ; vv : vaisseau sanguin ventral.

cirre dorsal s'individualise d'abord sur la protubérance la plus latérale, puis l'ébauche du cirre ventral sur la plus médiane. Ensuite les lobes parapodiaux et les mamelons sétigères se différencient à partir des ébauches primitives, en même temps que deux acicules (un par rame parapodiale) d'abord clairs puis pigmentés en noir apparaissent au sein du parapode ; ils sont situés de la base du parapode jusqu'aux mamelons sétigères et constituent deux axes rigides. Enfin, l'apparition des soies termine le processus d'organisation parapodiale 18 à 20 jours après la section. Les parapodes, différenciés dans les premiers segments du régénérat, sont semblables à ceux des segments de la souche bien que de plus petite taille. Un mois environ après la section, ils se situent dans un plan transversal et délimitent la face dorsale de la face ventrale du régénérat (Pl. I, fig. c). Le nombre de segments sétigères régénérés varie de 0 à 14 correspondant à un régénérat d'une longueur comprise entre 0,3 et 4 mm un mois après la section. La croissance des parapodes (jusqu'à 2 à 3 mois après la section) s'effectue en même temps qu'apparaît leur différenciation, corrélativement à la croissance volumétrique (en longueur et en largeur) des segments régénérés. Les segments néoformés se succèdent donc depuis la base jusqu'à l'apex du régénérat selon une taille décroissante ; le régénérat présente alors une forme générale conique et se termine par un pygidium portant 2 cirres (fig. 6 ; Pl. I, fig. c). La pigmentation jaunâtre typique de la face dorsale, située à proximité du vaisseau sanguin dorsal se rétablit progressivement sur la face dorsale des segments néoformés (Pl. II, fig. a).

2 - Régénération caudale des Nereis "dénervées"

Nous ne rapporterons dans ce paragraphe que les cas de régénération caudale en l'absence totale de chaîne nerveuse au niveau du front d'amputation. En effet, les Nereis "dénervées" régénérant normalement présentent une chaîne nerveuse continue depuis la chaîne nerveuse de la souche jusqu'à l'extrémité postérieure du régénérat ; ce sont des individus dont la "dénervation" est incomplète et que nous assimilons en conséquence à des témoins.

Le processus de régénération des Nereis "dénervées" comprend comme pour les témoins trois phases essentielles (mise en place du blastème de régénération, différenciation de ce blastème et organisation du régénérat) mais dont les deux dernières sont incomplètes et n'aboutissent pas, en particulier, à la formation d'appendices pygidiaux (cirres anaux) et

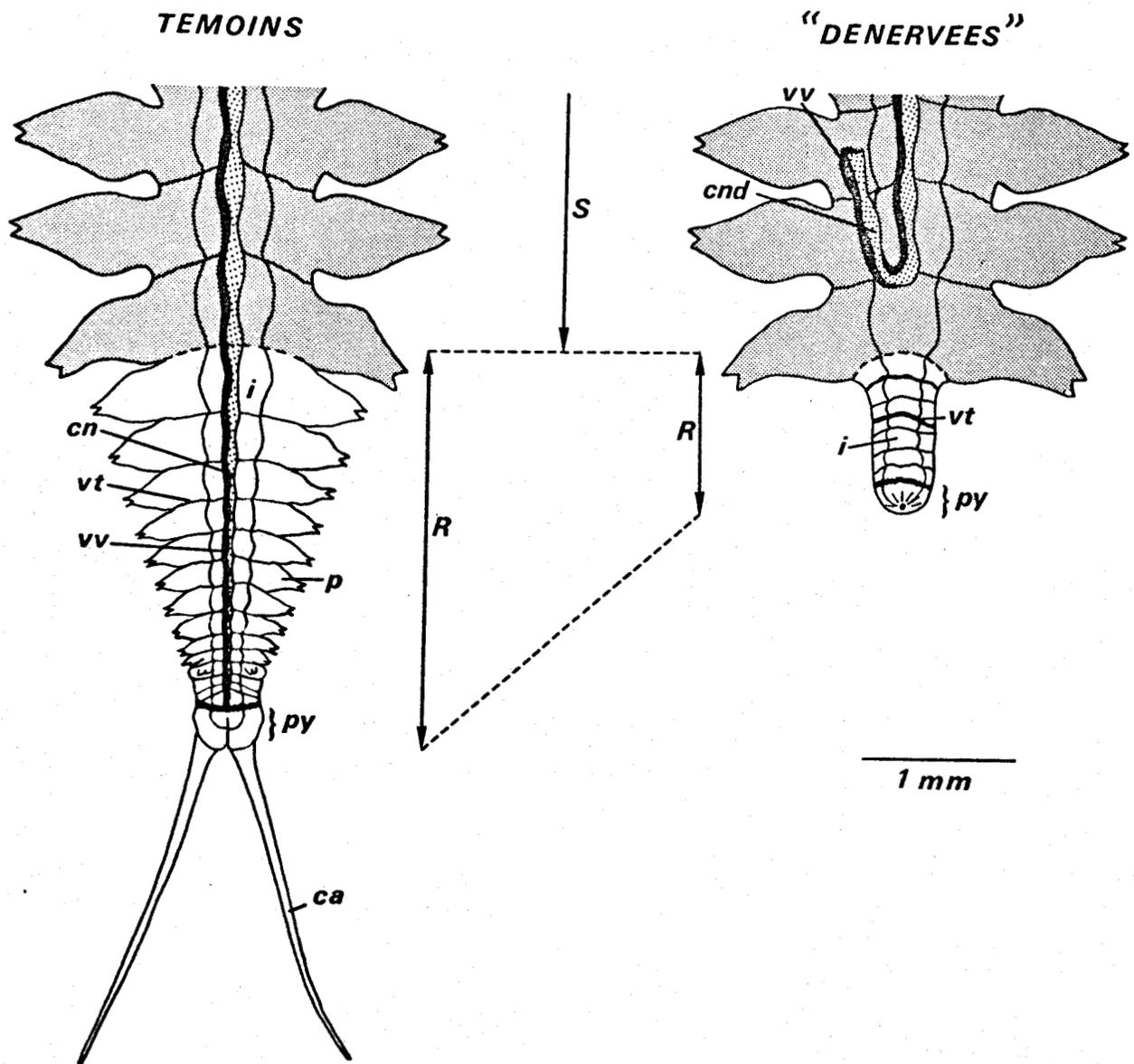


Figure 6 - Régénération postérieure chez les Nereis normales (témoins) et "dénervées" 30 jours environ après l'amputation (face ventrale).
 ca : cirre anal ; cn : chaîne nerveuse ; cnd : chaîne nerveuse déviée ; i : intestin ; p : parapode ; py : pygidium ; R : régénérat ; S : souche ; vt : vaisseau sanguin transversal ; vv : vaisseau sanguin ventral.

segmentaires (parapodes). Cependant dans certains cas 1, 2 ou 3 parapodes peuvent se différencier à la base du régénérat et parfois un cirre anal bifide ou non ou très rarement 2 cirres apparaissent sur le pygidium (tableau 7).

Nous envisagerons successivement la mise en place des régénérats totalement dépourvus de parapodes et de cirres anaux puis celle des régénérats portant soit 1, 2 ou 3 parapodes, soit 1 ou 2 cirres anaux, soit ces deux sortes d'appendices.

a) Mise en place des régénérats totalement dépourvus de cirres anaux et de parapodes (tableau 6 et figure 4)

α) Edification du blastème de régénération

Elle s'effectue normalement dans les mêmes délais que chez les témoins (5 à 6 jours après la section) et aboutit à la mise en place d'un blastème annulaire indifférencié ; la néoformation apparaît d'abord sur la face ventrale comme chez les témoins puis recouvre toute la surface de section.

β) Différenciation du blastème de régénération

Elle se manifeste par l'apparition du vaisseau sanguin périanal et la mise en place du sphincter anal. Par contre les ébauches de cirres anaux n'apparaissent pas. La différenciation du blastème, bien que s'effectuant dans les mêmes délais que les témoins (8 jours après la section), n'aboutit donc dans ce cas qu'à l'édification d'un pygidium incomplet.

γ) Allongement et organisation du régénérat

Le régénérat continue à s'allonger en même temps qu'il se différencie. Toutefois son organisation est incomplète et s'effectue plus lentement que celle des régénérats normaux. On constate en effet que la segmentation procède de la même manière que chez les témoins, par contre les parapodes ne se différencient pas (Pl. I, fig. b). En outre, 12 jours après la section, le régénérat atteint une longueur comprise entre 0,2 et 0,4 mm contre 0,2 à 0,6 mm pour les témoins ; 1 mois après l'amputation, il possède 0 à 9 segments (correspondant à une longueur de 0,2 à 1 mm) contre

Espèces	Nombre de régénérats incomplets					
	total	dépourvus d'appendices (parapodiaux ou anaux)	1, 2 ou 3 parapodes à la base du régénérat	1 cirre anal	1, 2 ou 3 parapodes à la base du régénérat, plus 1 ou 2 cirres anaux	
<u>Nereis diversicolor</u>	45	30 (67 %)	11 (24 %)	0	4 (9 %)	
<u>Nereis pelagica</u>	45	23 (51 %)	17 (38 %)	0	5 (11 %)	
<u>Perinereis cultrifera</u>	17	4 (24 %)	9 (53 %)	3 (17 %)	1 (6 %)	

TABLEAU 7 - Régénération caudale des Nereis "dénervées". Répartition des différents types de régénérats incomplets chez les trois espèces Nereis diversicolor, Nereis pelagica et Perinereis cultrifera.



0 à 14 segments (soit 0,3 à 4 mm de longueur) chez les régénérats normaux. D'autre part, le régénérat se présente sous la forme d'un cylindre de diamètre sensiblement constant sur toute sa longueur (200 à 400 μ chez N. diversicolor et N. pelagica et 400 à 700 μ chez P. cultrifera) alors que les régénérats normaux sont coniques (fig. 6 ; Pl. I, fig. c et d).

Le vaisseau sanguin longitudinal dorsal régénère dans le blastème néoformé, mais le vaisseau ventral manque totalement (Pl. II, fig. c).

La pigmentation jaunâtre située de part et d'autre du vaisseau sanguin dorsal dans les segments de la souche se met en place comme chez les témoins sur la face dorsale du régénérat chez N. diversicolor et N. pelagica (Pl. II, fig. b). Par contre, chez P. cultrifera, la pigmentation dorsale blanchâtre lorsqu'elle apparaît dans le régénérat, se répartit sur toute sa périphérie sous la forme d'anneaux situés au voisinage des vaisseaux sanguins transversaux tandis qu'elle se met en place ^{ne} normalement que sur la face dorsale des régénérats témoins.

b) Mise en place des régénérats portant quelques appendices segmentaires (parapodiaux ou pygidiaux)

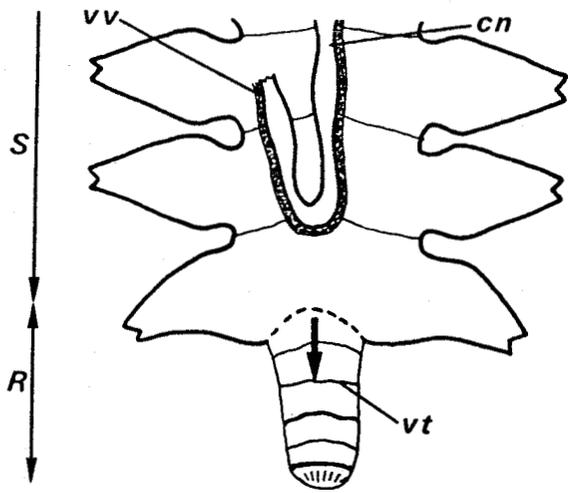
Elle s'effectue dans l'ensemble de la même manière que celle décrite chez les individus "dénervés" ne régénérant aucun appendice et aboutit à la formation d'un régénérat incomplet de forme cylindrique ; cependant quelques appendices (parapodiaux ou anaux) se différencient sur le régénérat mais toujours en nombre limité. Nous envisagerons successivement la mise en place de parapodes puis celle des cirres anaux.

α) Edification de parapode (s) à la base du régénérat

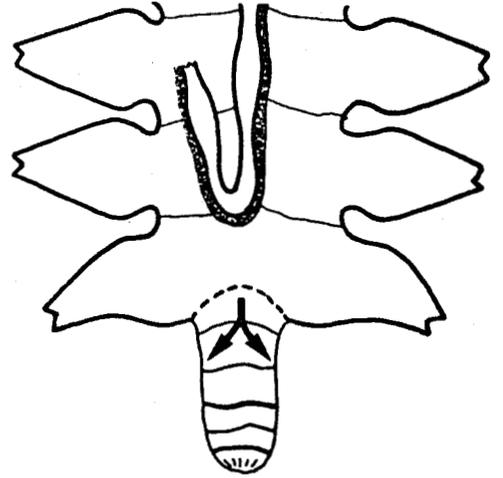
1, 2 ou 3 parapodes apparaissent à la base du régénérat sur sa face ventrale. Ils se différencient soit sur le régénérat lui-même, soit à la limite souche - régénérat (fig. 7).

- Parapodes ^{se} différenciant sur le régénérat - 1 parapode médian le plus souvent incomplet (fig. 7 a ; Pl. II, fig. d) ou 2 parapodes ventro-latéraux incomplets et soudés par leur face ventrale (fig. 7 b) se mettent en place sur le premier segment régénéré 16 à 28 jours après la section ; ils se situent sur l'axe médian du régénérat, dans un plan sagittal (1 seul parapode néoformé) ou légèrement oblique (2 parapodes différenciés) le cirre dorsal dirigé vers l'apex du régénérat.

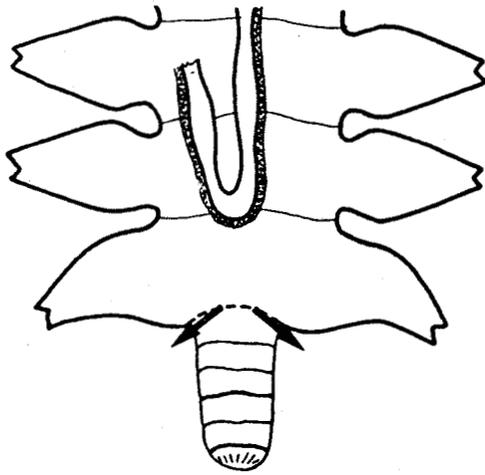
Figure 7 - Régénération caudale de Nereis "dénervées". Position des parapodes différenciés à la base des régénérats (face ventrale). La flèche (→) représente un parapode ; le sens de la flèche indique la polarité dorso-ventrale, la pointe étant située du côté dorsal (et correspondant au cirre dorsal) ;
cn : chaîne nerveuse ; R : régénérat ; S : souche ;
vt : vaisseau sanguin transversal ; vv : vaisseau sanguin ventral.



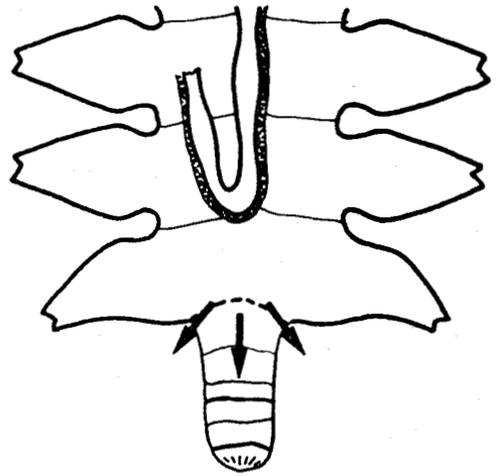
a



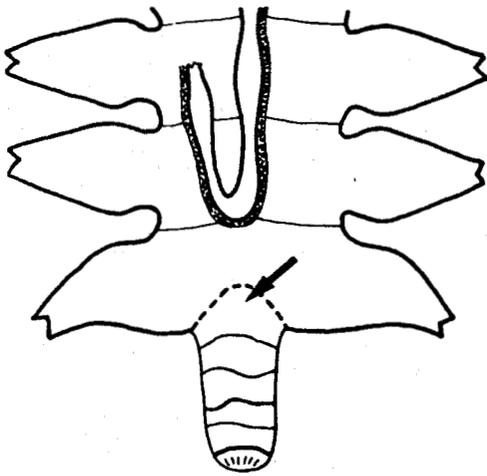
b



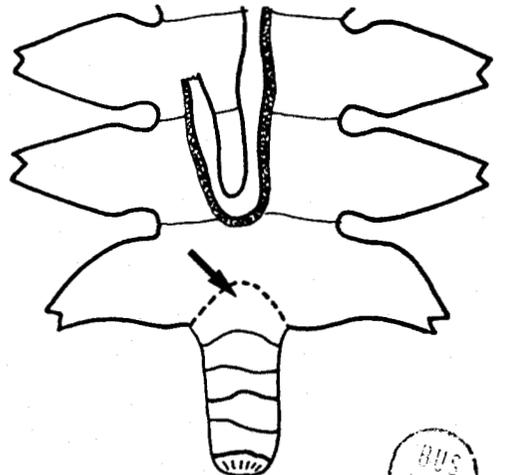
c



d



e



f



1 mm

- Parapodes se différenciant à la limite souche - régénérat - Deux cas peuvent se présenter :

. 1er cas : 2 parapodes ventro-latéraux complets et symétriques par rapport à l'axe médian se mettent en place dans les mêmes délais que précédemment ; leur orientation oblique ou subtransversale (fig. 7 c ; Pl. II, fig. e) est approximativement celle des ébauches parapodiales différenciées sur le régénérat normal. Dans un cas en plus de ces 2 parapodes, 1 parapode médian est édifié sur la face ventrale du premier segment néoformé et présente les mêmes caractères que ceux décrits précédemment (fig. 7 d).

. 2ème cas : 1 seul parapode ventro-latéral se différencie ; il est orienté dans ce cas dans un plan oblique et le cirre dorsal est dirigé vers l'axe médian du régénérat en direction de son apex (fig. 7 e et f).

La croissance des parapodes néoformés s'arrête après leur différenciation. Les parapodes restent le plus souvent de petite taille ; cependant, on note dans certains cas une augmentation de volume limitée au premier segment régénéré et corrélativement une légère augmentation de la taille des parapodes néoformés.

β) Mise en place d'1 ou 2 cirres anaux sur le pygidium

1 cirre anal bifide ou non, ou très rarement 2 cirres apparaissent sur le pygidium 12 à 30 jours après l'amputation. Le régénérat conserve dans ce cas une forme cylindrique ne présentant aucune dépression médio-ventrale analogue à celle observée chez les témoins lorsque la chaîne nerveuse régénère normalement.

B - ETUDE HISTOLOGIQUE DE LA REGENERATION CAUDALE

1 - Régénération caudale des Nereis normales

0 à 48 heures après la section

La cavité coelomique est obturée par rapprochement des bords de la plaie sous l'effet de la contraction des fibres musculaires au niveau de l'amputation. L'épiderme entre en contact avec la paroi intestinale extroversée. Mais 48 heures après la section, la soudure n'est pas achevée ; on observe une simple contiguité entre les cellules de l'épiderme et celles de l'épithélium intestinal.

Corrélativement à l'obturation de la cavité coelomique, les cellules libres d'origine mésodermique affluent vers le front de section où elles constituent un amas cellulaire sans organisation apparente. Pendant ce temps, de nombreux hémocytes s'accumulent à l'extrémité des vaisseaux sanguins sectionnés.

La chaîne nerveuse intimement associée à l'épiderme est présente sur la face ventrale ; son extrémité sectionnée se situe légèrement en arrière du front d'amputation sous l'effet de la rétraction de ses fibres.

48 heures à 4 jours après la section

La cicatrisation est terminée 2 à 3 jours après l'amputation. Dès le 2ème jour suivant la section, les cellules épidermiques proches du front de section présentent une évolution caractéristique se traduisant par une augmentation de la taille du nucléole et l'apparition d'une basophilie cytoplasmique. Cette activation cellulaire se manifeste d'abord à proximité de la chaîne nerveuse puis s'étend latéralement en direction dorsale sur une largeur de 100 à 150 μ ; elle atteint finalement l'ensemble de la surface d'amputation et recouvre exactement le massif mésodermique sous-jacent. Des mitoses apparaissent dès le 3ème jour après la section au sein de l'épiderme activé. L'épithélium cicatriciel, formé d'une assise de cellules hautes et étroites, très basophiles, orientées perpendiculairement à la paroi du corps, sécrète une cuticule d'abord mince.

Dès le 3ème jour après la section, de nombreuses fibres nerveuses régénérées à partir de l'extrémité de la chaîne ganglionnaire ventrale sectionnée colonisent l'épiderme bordant la plaie ; elles occupent une position médio-ventrale et s'étalent au contact de l'épiderme cicatriciel.

Au cours de cette période on assiste à une réduction importante du massif mésodermique. Un certain nombre de cellules d'origine splanchnopleurales subsistent devant le front de section ; à ce niveau, et plus particulièrement ventro-latéralement, ces cellules mésodermiques subissent une activation dès le 3ème jour pour atteindre un maximum 4 jours après l'amputation.

A ce stade, l'épithélium intestinal ne manifeste aucune activité particulière. On y observe rarement des mitoses.

5 à 7 jours après la section

C'est pendant cette période que s'édifie puis se différencie le blastème de régénération.

La multiplication intense des cellules épidermiques aboutit à un soulèvement de l'épiderme à la surface de section ; ce soulèvement apparaît d'abord ventralement vers le 5ème jour après l'amputation et s'étend rapidement à toute la surface de section en édifiant un bourrelet annulaire de 50 à 100 μ de longueur ; il correspond au stade du blastème indifférencié non pigmenté. Le maintien de l'activité mitotique au sein de l'épiderme, notamment sur la face ventrale à proximité de la chaîne nerveuse, assure l'allongement du blastème de régénération et aboutit à l'édification de deux mamelons ventro-latéraux vers le 6ème jour après la section. Ces mamelons caudaux présentent un épithélium pluristratifié alors que l'épiderme des faces latérales et dorsale reste monostratifié. Ces proéminences, sur lesquelles apparaîtront les cirres anaux à partir du 7ème jour après la section, représentent la première manifestation de la différenciation du blastème de régénération. Pendant le même temps, les cellules épidermiques s'allongent perpendiculairement à la paroi du blastème ; le noyau est plaqué dans la partie apicale de la cellule à la suite d'une vacuolisation intense du cytoplasme basal.

Au cours de cette période, les fibres nerveuses régénérées pénètrent sous l'épiderme des mamelons caudaux, puis dans les cirres anaux sous la forme de deux minces cordons constituant les nerfs axiaux.

Corrélativement, les cellules mésodermiques commencent à se diviser ; les plus activées, présentes sous la forme de deux amas latéro-ventraux, occupent la totalité de l'espace situé devant les mamelons anaux. Un certain nombre de ces cellules mésodermiques se répartissent dans toute l'ébauche du blastème de régénération. Certaines d'entre elles se disposent transversalement à la base du régénérat limitant ainsi une cavité anale ; cette ébauche de dissémination individualise le pygidium. En même temps, des fibres musculaires se différencient sous l'épiderme pygidial. Pendant cette période, les cellules mésodermiques très activées persistent sous la forme de deux massifs latéro-ventraux devant le dissémination pygidial.

Pendant ce même temps, l'épithélium intestinal suit le mouvement de l'épiderme par étirement et déploiement des replis de sa paroi ; en effet, la paroi intestinale est lisse dans le blastème de régénération. Toutefois, on note, dès le 6ème jour après la section, une activation typique d'un certain nombre de cellules intestinales situées à proximité de l'épiderme cicatriciel.

Les vaisseaux sanguins longitudinaux dont l'extrémité reste fortement chargée en hémocytes viennent buter contre le blastème de régénération ; ils différencient à ce niveau deux branches latérales qui se réunissent en un vaisseau périanal (5 à 6 jours après l'amputation) qui ne pénètre pas dans le régénérat.

8 à 10 jours après la section

C'est au cours de cette période que s'effectue l'organogenèse du régénérat.

La prolifération des cellules épidermiques se poursuit activement et permet l'allongement rapide du régénérat et en particulier celui des cirres anaux.

Corrélativement, les cellules mésodermiques se divisent et s'organisent dans un espace relativement réduit précédant immédiatement le dissépiement pygidial. Ces cellules sont principalement groupées sur la face ventrale en deux zones latérales constituées de cellules très activées ; elles représentent les deux bandelettes mésodermiques présidant à l'élaboration des segments. En effet, ces cellules mésodermiques se multiplient activement vers l'avant où certaines d'entre elles se disposent transversalement. Ces dernières viennent tapisser d'une part l'épiderme latéral, puis dorsal et d'autre part le vaisseau sanguin ventral, puis l'épithélium intestinal et le vaisseau sanguin dorsal ; ce mouvement débute ventralement de chaque côté des deux massifs latéraux en direction de la face dorsale. Au-dessous et au-dessus de l'intestin, les cellules mésodermiques issues de chacune des deux bandelettes s'affrontent dans un plan sagittal tapissant les vaisseaux sanguins longitudinaux ventral et dorsal et constituant à ces niveaux les mésentères ventral et dorsal. A partir de la pariéto-pleure et de la splanchnopleure se différencient respectivement la musculature sous-épidermique, organisée ultérieurement en musculatures circulaire et longitudinale, et une gaine musculaire périintestinale composée de fibres longitudinales et circulaires. Pendant ce temps, des cellules mésodermiques, groupées contre l'épiderme d'une part et contre la paroi intestinale d'autre part, s'étirent transversalement en produisant des prolongements cytoplasmiques importants qui permettent ainsi la formation d'un dissépiement limitant la cavité coelomique du segment néoformé (Pl. III, fig. a). C'est au niveau des dissépiements que s'organisent les anses vasculaires transversales dont la différenciation procède à partir des vaisseaux sanguins longitudinaux dorsal et ventral.

La mise en place de ces structures mésodermiques résulte de la prolifération des bandelettes mésodermiques dont les éléments sont repoussés vers la souche au fur et à mesure de leur formation. C'est au cours de ce déplacement que les cellules mésodermiques se distribuent dans le régénérat et se différencient.

Les fibres nerveuses régénèrent dans la zone prépygidiale en trois minces cordons émettant des fibres sous l'épiderme ventral dont les cellules présentent une activation caractéristique. A la base du régénérat, les cellules nerveuses d'un futur ganglion ventral se différencient à partir de cellules épidermiques médio-ventrales en contact avec les fibres nerveuses des cordons nerveux. Deux cordons latéraux (un droit et un gauche) s'échappent du ganglion néoformé et cheminent entre l'épiderme et la membrane basale suivant une direction perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur du corps ; ils représentent les ébauches des nerfs parapodiaux.

10 à 20 jours après la section

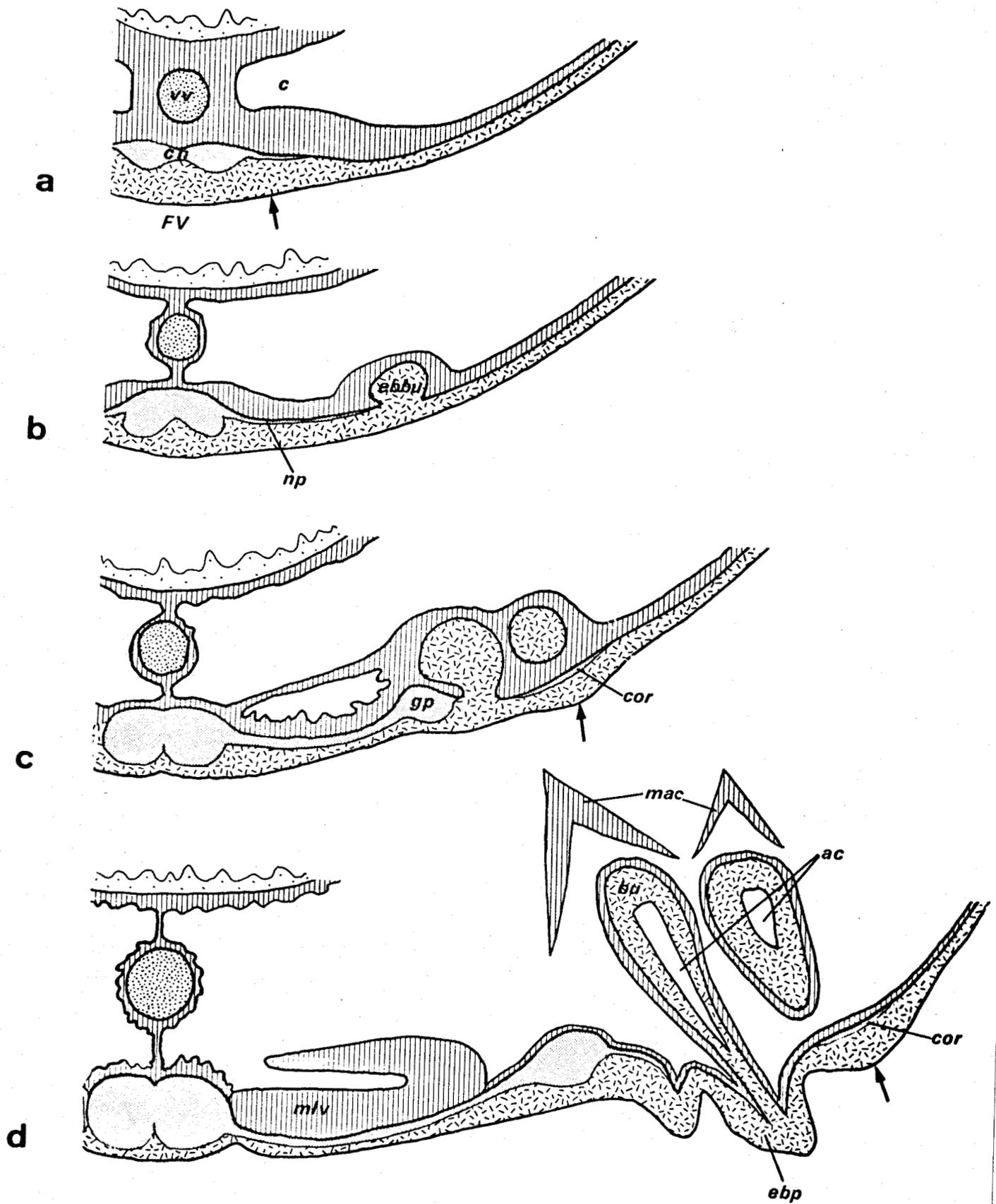
Cette période, au cours de laquelle le régénérat continue à s'allonger et à se segmenter, est caractérisée par la différenciation des parapodes (fig. 8).

La première manifestation de la différenciation des parapodes apparaît ventro-latéralement de chaque côté de la chaîne nerveuse, au niveau de l'épiderme du premier segment néoformé. Un certain nombre de cellules épidermiques proches de l'axe nerveux s'activent et s'étirent perpendiculairement à la surface du corps en direction de la somatopleure dont l'épaisseur est plus importante à ce niveau. La prolifération épidermique provoque la mise en place d'un massif cellulaire pédonculé à l'intérieur de la cavité coelomique ; cette formation constitue l'ébauche du futur bulbe sétigère (Pl. III, fig. b et fig. c). Celui-ci s'organise en deux centres différenciant chacun un aciculoblaste qui sécrète un acicule 17 jours environ après la section (Pl. III, fig. e) ; d'autres cellules épidermiques du bulbe sétigère se différencient ensuite pour sécréter chacune une soie. Au cours de cette même période, immédiatement après la mise en place de l'ébauche du bulbe sétigère, deux soulèvements épidermiques apparaissent ventro-latéralement de chaque côté de l'axe médian ; ils représentent ^{les} ébauches des parapodes. Puis le cirre parapodial dorsal se différencie sur la proéminence épidermique la plus latérale, vers le 15^{ème} jour après la section, selon un processus identique à celui des cirres anaux décrit précédemment ; de la même manière le cirre ventral apparaît ensuite sur la proéminence la plus médiane. Enfin, les lobes parapodiaux s'édifient en même temps que les acicules croissent dans les ébauches parapodiales.

Corrélativement à l'invagination du bulbe sétigère dans le coelome, l'épithélium pariétopleurale recouvre ce massif cellulaire épidermique d'une couche monocellulaire (Pl. III, fig. d). Certaines d'entre elles se différencient ensuite en fibres musculaires pour former la musculature

Figure 8 - Régénération caudale de Nereis normales (témoins). Schéma relatif à la différenciation parapodiale (a → d) (coupes transversales). Remarquer l'épaississement de l'épiderme (→) d'abord médio-ventralement (a), puis plus latéralement à proximité de cordons nerveux régénérés (c et d), correspondant à l'activation de ses cellules.

 : épiderme ;  : système nerveux ;  : mésoderme ;
 : vaisseau sanguin ;  : épithélium intestinal ;
 ac : acicule ; bu : bulbe sétigère ; c : coelome ; cn : chaîne nerveuse ; cor : cordon nerveux ; ebbu : ébauche de bulbe sétigère ; ebp : ébauche parapodiale ; FV : face ventrale ;
 gp : ganglion pédieux ; mac : musculature aciculaire ;
 mlv : musculature longitudinale ventrale ; np : nerf pédieux ;
 vv : vaisseau sanguin ventral.



25 μ



aculaire. En même temps que les ébauches parapodiales se mettent en place, les cellules pariétopleurales se multiplient et tapissent finalement les expansions latérales des parapodes. C'est au cours de cette même période que s'organisent les faisceaux musculaires longitudinaux ventraux.

Pendant ce même temps, à la base de l'ébauche parapodiale, les cellules nerveuses des futurs ganglions pédieux (2 par segments) se différencient au contact des fibres du nerf pédieux avec des cellules épidermiques ventro-latéralement ; cette différenciation s'effectue selon le processus décrit précédemment pour les cellules ganglionnaires de la chaîne ventrale. Des cordons nerveux régénèrent à partir du ganglion pédieux néoformé et constituent notamment les nerfs axiaux des cirres parapodiaux.

L'épithélium intestinal encore très activé dans le pygidium est le siège de nombreuses mitoses. La paroi de l'intestin du régénérat, jusqu' alors lisse, augmente progressivement sa surface d'absorption par la formation de replis dans sa partie caudale.

Dans les parapodes, des capillaires sanguins se différencient à partir des vaisseaux transversaux segmentaires.

20 à 60 jours après la section

Les processus d'allongement du régénérat et de différenciation segmentaire se maintiennent tout au long de cette période. L'édition des segments se déroule suivant les mêmes modalités que celles décrites précédemment ; elle résulte de l'activité de la zone de prolifération prépygidiale qui conserve le même aspect pendant tout le déroulement de la régénération et au cours de la croissance normale.

2 - Régénération caudale des Nereis "dénervées"

Nous envisagerons successivement l'évolution de la régénération chez les Nereis "dénervées"^{ne} régénérant ni parapodes ni cirres anaux, puis celle des Nereis régénérant quelques appendices segmentaires (parapode ou cirre anal).

a) Cas des Nereis ne régénérant aucun appendice segmentaire

En dehors de l'absence de différenciation de parapodes et de cirres anaux, la régénération caudale des Nereis "dénervées" s'effectue dans l'ensemble suivant les mêmes modalités que celles décrites chez les

témoins. Nous ne rapporterons dans ce paragraphe que les différences observées dans le déroulement de la régénération par rapport à celui des individus témoins.

α) Cicatrisation

La soudure entre l'épiderme et l'épithélium intestinal se réalise dans certains cas dans des délais sensiblement analogues à ceux des témoins (3ème jour contre 2 à 3 jours après la section chez les témoins) ; néanmoins, on observe fréquemment un retard de plusieurs jours dans la réalisation de ce processus, consécutif à l'arrachement des épithéliums épidermique et intestinal au niveau de la surface d'autotomie.

Au cours de cette période, le massif mésodermique, constitué par un afflux de cellules coelomiques libres devant le front de section, est beaucoup plus étendu que chez les témoins du côté ventral.

L'extrémité du vaisseau sanguin ventral n'est pas présent devant la surface de section.

L'extrémité de la chaîne nerveuse sectionnée et déviée antérieurement est absente du front d'amputation.

β) Edification du blastème de régénération

L'activation des cellules épidermiques apparaît un jour plus tard que chez les témoins (3ème jour au lieu du 2ème jour après la section) ; elle débute également sur la face ventrale mais s'étend antérieurement sur une distance plus importante que chez les témoins (150 à 300 μ contre 100 à 150 μ). La zone épidermique activée se superpose au massif mésodermique sous-jacent. Les premières mitoses apparaissent au sein de l'épiderme activé 1 à 2 jours plus tard que chez les témoins ; ceci résultant vraisemblablement du retard dans l'activation de ses cellules. Par la suite, la prolifération intense des cellules épidermiques aboutit dans les mêmes délais que chez les témoins à l'édification d'un soulèvement épidermique représentant le blastème de régénération.

Corrélativement, vers le 3ème jour après la section, le massif mésodermique se résorbe dorsalement mais il reste très important dans la zone ventrale. Dès le 4ème jour, des cellules mésodermiques situées ventralement sont soumises à une activation caractéristique ; elles sont massées plus particulièrement sous l'épithélium cicatriciel (5ème jour après la section) dans deux zones latéro-ventrales de taille réduite par rapport à celle des témoins.

La chaîne nerveuse déviée en avant du front d'amputation ne régénère aucun cordon nerveux en direction de celui-ci.

Υ) Différenciation du blastème de régénération

La prolifération épidermique permet l'allongement du régénérat dont l'épiderme reste monostratifié sur toute sa surface ; les mamelons et les cirres anaux ne se différencient pas. 8 à 10 jours après la section, les cellules épidermiques du blastème de régénération sont vacuolisées comme celles du pygidium normal.

L'organisation des cellules mésodermiques aboutit à la différenciation d'une cavité pygidiale (Pl. IV, fig. a) tapissée par une couche de fibres musculaires.

δ) Organisation du régénérat

Au cours de cette période, les segments sont édifiés par prolifération des bandelettes mésodermiques de la zone prépygidiale selon un processus identique à celui décrit chez les témoins (Pl. IV, fig. b et c). Cependant certaines structures sont absentes du régénérat. En effet le mésentère ventral manque dans les segments néoformés vraisemblablement en raison de l'absence du vaisseau sanguin ventral. Le vaisseau sanguin dorsal qui régénère normalement, différencie à lui seul les anses vasculaires transversales. D'autre part, les faisceaux musculaires longitudinaux ventraux sont absents du régénérat, les faisceaux dorsaux étant différenciés mais de faible importance par rapport à ceux des témoins (N. diversicolor et N. pelagica) (Pl. IV, fig. d ; Pl. V, fig. a, b et c) ou dans certains cas également absents (P. cultrifera) (Pl. VI, fig. a). En outre, dans les régénérats d'un mois et plus, un nombre relativement peu important d'éléments d'origine coelomique est observé en comparaison avec celui des témoins. En particulier dans la zone prépygidiale, les massifs mésodermiques activés ventro-latéraux ne sont plus aussi importants que chez les témoins et un petit nombre seulement de cellules mésodermiques se localise devant le dissépinement pygidial. De plus, au niveau où devraient apparaître les ébauches parapodiales aucun amas de cellules pariétopleurales n'est observé contre l'épiderme.

De même, aucune activation cellulaire ne se manifeste ventro-latéralement au sein de l'épiderme comme c'est le cas dans les régénérats normaux (Pl. V, fig. d).

La chaîne nerveuse est absente du régénérat ainsi que les nerfs segmentaires.

L'épithélium intestinal régénère comme chez les témoins.

b) Cas des Nereis régénérant soit 1 ou 2 parapodes
soit 1 ou 2 cirres anaux

Le déroulement de la régénération apparaît dans ses grandes lignes semblable à celui décrit chez les individus "dénervés" et ne régénérant aucun appendice. Toutefois les régénérats différenciant soit 1, 2 ou 3 parapodes, soit 1 ou 2 cirres anaux se distinguent des régénérats décrits précédemment et totalement dépourvus d'appendices segmentaires, par la présence de cordons nerveux provenant soit de l'extrémité coudée de la chaîne nerveuse ancienne, soit d'un nerf pédieux de la souche situé à proximité du front de section (Pl. VI, fig. b); par contre, il n'existe pas de chaîne ganglionnaire ventrale.

α) Régénérats possédant 1, 2 ou 3 parapodes

Les parapodes néoformés sont toujours innervés par un cordon nerveux émanant soit de l'extrémité coudée de la chaîne nerveuse soit d'un nerf pédieux de la souche situé à proximité immédiate du front de section. Ces cordons nerveux néoformés différencient une masse ganglionnaire correspondant au ganglion pédieux du parapode régénéré.

β) Régénérats possédant 1 ou 2 cirres anaux

Nous avons étudié un régénérat de 12 jours et quelques régénérats de 1 à 2 mois. Dans tous les cas où le cirre anal a régénéré, celui-ci est innervé par un filet nerveux (Pl. VI, fig. c) provenant de la chaîne nerveuse de la souche et cheminant sous l'épiderme médio-ventral du régénérat. Ce filet nerveux ne présente aucun ganglion sur son trajet.

III - DISCUSSION

Les résultats obtenus montrent que la régénération est possible, bien que limitée, après ablation de la chaîne nerveuse au niveau du front de section; en effet, les régénérats édifiés dans ces conditions sont toujours plus petits que les régénérats témoins et incomplets. Seule l'élimination de

la chaîne nerveuse rend compte de l'altération des potentialités morphogénétiques des Nereis "dénervées". En effet, ni le traumatisme opératoire, ni l'absence de vaisseau ventral (dévié en même temps que la chaîne nerveuse) ne permettent d'expliquer nos résultats. En particulier, nous avons pu constater que les Nereis "dénervées" dans des conditions normales, mais dont la chaîne nerveuse régénère néanmoins en direction du front de section (à la suite d'une lésion de la chaîne nerveuse déviée dans sa partie coudée par exemple), régénèrent normalement. D'autre part, bien que chez Nereis il soit difficile de pratiquer l'ablation de la chaîne nerveuse tout en laissant le vaisseau sanguin ventral en place, il semble d'après les résultats obtenus par HOLMES (1931) sur une espèce voisine (Nereis virens) que l'absence du vaisseau sanguin ventral n'entraîne pas de limitation des potentialités régénératrices. Nos résultats peuvent donc être imputés uniquement à l'absence de la chaîne nerveuse au niveau du front de section. On peut donc considérer la chaîne nerveuse comme intervenant dans la croissance (rôle trophique) et l'organisation du régénérat (rôle organisateur). Nous discuterons chacun de ces deux problèmes.

A - ROLE TROPHIQUE DE LA CHAÎNE NERVEUSE AU COURS DE LA RÉGÉNÉRATION CAUDALE

L'étude de la régénération caudale de Nereis en l'absence de chaîne nerveuse montre que si la chaîne nerveuse n'intervient pas dans le déclenchement de la morphogenèse régénératrice caudale, elle semble néanmoins contrôler la croissance du régénérat ; en effet, en son absence un régénérat est édifié, mais la vitesse de segmentation de ce dernier est ralentie et la croissance des segments pratiquement bloquée. Nous discuterons successivement du rôle trophique de la chaîne nerveuse dans le déclenchement de la morphogenèse régénératrice, la vitesse de segmentation et la croissance segmentaire.

1 - Rôle de la chaîne nerveuse dans le déclenchement de la morphogenèse régénératrice

Nos résultats montrent l'indépendance du processus de déclenchement de la morphogenèse régénératrice caudale à l'égard de la chaîne nerveuse chez la Nereis. En effet, après cicatrisation de la blessure, un blastème de régénération s'édifie en l'absence de l'extrémité de la chaîne nerveuse à la surface de section. Nous envisagerons le rôle de la chaîne

nerveuse plus précisément dans chacune des deux étapes de la formation de l'ébauche du régénérat : cicatrisation et édification du blastème de régénération.

a) Cicatrisation de la plaie

La blessure cicatrise dans les mêmes délais chez les Nereis "dénervées" et chez les témoins. La seule différence concerne la présence d'un épithélium cicatriciel plus étendu et un massif mésodermique plus important sur la face ventrale des Nereis "dénervées" par rapport à celle des témoins ; elle résulte vraisemblablement du traumatisme opératoire. Nos résultats s'opposent donc à ceux obtenus par BOUC-IASSALIE (1968) chez Eisenia foetida. Cet auteur observe en particulier un retard dans le délai de cicatrisation des plaies en l'absence d'innervation et conclut à l'intervention du système nerveux dans la croissance du "bouchon cicatriciel" et dans le développement de la musculature sous-jacente. Dans l'état actuel de nos recherches nous ne pouvons pas comparer nos résultats à ceux de BOUC-IASSALIE qui par ailleurs ne précise ni le mode opératoire utilisé, ni le niveau de l'opération. Chez les Nereis, une étude plus poussée au microscope électronique s'avère nécessaire pour préciser ce point.

b) Edification du blastème de régénération

La chaîne nerveuse n'est pas nécessaire à l'édification du blastème de régénération chez la majorité des Nereis étudiées ; en effet, la même proportion de Nereis ne régénérant pas est obtenue chez les "dénervées" et chez les témoins. Toutefois, l'absence de la face sectionnée de la chaîne nerveuse au front d'amputation entraîne un retard de l'activation des blastocytes qui néanmoins apparaît ^{d'abord} ventralement comme chez les témoins. Or la chaîne nerveuse est considérée par un certain nombre d'auteurs comme responsable de l'activation des blastocytes (AVEL, 1961 ; ABELOOS et THOUVENY, 1960 ; ABELOOS 1965 b ; HERLIANT-MEEWIS et DELIGNE, 1965 ; BOILLY, 1967), et ceci vraisemblablement par contact des extrémités des fibres nerveuses avec les cellules cicatricielles. Selon cette hypothèse, on peut penser qu'en l'absence de la chaîne nerveuse, le système nerveux périphérique du segment souche précédant immédiatement le front de section serait responsable de l'activation des cellules blastogénétiques des Nereis "dénervées". Les ganglions et les cordons du système nerveux superficiel particulièrement important sur la face ventrale des segments permettraient, chez les Nereis

"dénervées", une activation des blastocytes d'abord ventrale comme chez les témoins ; le retard dans l'activation de ces cellules résulterait de la diminution importante de fibres nerveuses mises en jeu dans la régénération des individus "dénervés".

En ce qui concerne le rôle de la chaîne nerveuse dans l'édification du régénérat, nos résultats sont en accord avec ceux obtenus par HOLMES (1931) et BAILEY et BAILEY (1938) chez Nereis virens et par ^{un} certain nombre d'auteurs ayant étudié la régénération céphalique (GOLDFARB, 1909 et 1914 ; SIEGMUND, 1928 ; BAILEY, 1930 ; AVEL, 1932a, 1932b et 1947 ; KROPP, 1933 ; CROWELL, 1937 ; HERLIANT-MEEWIS et DELIGNE, 1965 ; KIORTSIS et MORAITOU, 1965). Ces auteurs constatent que l'élaboration du blastème de régénération est possible en l'absence de la chaîne nerveuse, mais chez une faible proportion seulement des opérés, dans la régénération céphalique des Oligochètes en particulier ; AVEL d'ailleurs précise que "la suppression de la chaîne nerveuse laisse subsister sur la surface de section les plexus nerveux de la paroi du corps, mais l'action de ces derniers ne permet qu'une régénération occasionnelle" (20 % des cas chez Eisenia foetida typica).

Par contre, nos résultats s'opposent à ceux obtenus par KIORTSIS et MORAITOU (1965) chez un autre Polychète Spirographis spallanzanii. Ces deux auteurs ont pu démontrer la nécessité de la présence de la face de section de la chaîne nerveuse au front d'amputation, pour que la régénération caudale ait lieu ; inversement, la déviation de l'extrémité de la chaîne nerveuse en position hétérotope dans la paroi du corps provoque la formation d'une queue supplémentaire. Des résultats semblables à ceux de KIORTSIS et MORAITOU ont d'ailleurs été observés par tous les auteurs ayant étudié la régénération caudale chez les Oligochètes (JANDA, 1926 ; BAILEY, 1930 ; STOLTE, 1933 ; ZHINKIN, 1936 ; BAILEY et BAILEY, 1938) mais également par certains auteurs ayant étudié la régénération céphalique (JANDA, 1926 et 1930 ; OKADA, 1934 ; OKADA et KAWAKAMI, 1943 ; ROZIER, 1960 et AVEL, 1961). Parmi ceux-ci OKADA et KAWAKAMI soulignent l'aspect quantitatif du rôle du système nerveux dans l'induction d'une tête supplémentaire par la greffe de chaîne nerveuse dans un territoire normalement incapable de régénérer une tête.

On peut donc penser que la chaîne nerveuse joue un rôle indéniable dans la constitution du blastème de régénération en stimulant l'activation des blastocytes, mais que dans certains cas, en particulier chez la Nereis, en son absence, les fibres du système nerveux périphérique proches de la surface de section peuvent la suppléer. Par contre, on ne connaît pas, en

dehors d'un problème de quantité de fibres nerveuses, les causes des différents résultats observés ; HERLIANT-MEEWIS et DELIGNE (1965) expliquent certaines différences individuelles dans la régénération céphalique chez Eisenia foetida (20 % de régénération), par la plus ou moins grande rapidité d'innervation de la surface d'amputation.

2 - Rôle de la chaîne nerveuse dans la vitesse de segmentation

Le déclenchement de la segmentation n'est pas affecté par l'absence de la chaîne nerveuse, par contre la vitesse de segmentation est ralentie. En effet, le nombre de segments régénérés en l'absence de chaîne nerveuse est toujours inférieur à celui des régénérats normaux de même âge ; 1 mois après la section, les Nereis "dénervées" régénèrent au maximum 9 segments alors que les Nereis témoins peuvent régénérer 14 segments. Nos résultats sont conformes à ceux de HOLMES (1931) et de BAILEY et BAILEY (1938) obtenus chez Nereis virens ; chez cette espèce les régénérats caudaux obtenus en l'absence de chaîne nerveuse par ces deux auteurs ne présentent que peu de segments. De même, chez les Oligochètes, un certain nombre d'auteurs, ayant observé une régénération céphalique en l'absence de la chaîne nerveuse, constatent qu'elle s'effectue toujours beaucoup plus lentement qu'en présence de la chaîne nerveuse (GOLDFARB, 1909 ; SIEGMUND, 1928 ; AVEL, 1932a, 1932b et 1947 ; KROPP, 1933 ; CROWELL, 1937 ; BAILEY, 1939 ; HERLIANT-MEEWIS et DELIGNE, 1965) ; AVEL remarque que le nombre de segments régénérés dans ces conditions est toujours inférieur à celui des régénérats témoins.

Il est possible que la limitation de la vitesse de segmentation résulte de la diminution du nombre de cellules mésodermiques. On constate en effet que les régénérats édifiés en l'absence de la chaîne nerveuse présentent une quantité réduite de cellules mésodermiques par rapport à celle observée dans les régénérats témoins ; d'autre part, le nombre de cellules mésodermiques activées au niveau de la zone de prolifération reste faible. Or nous savons d'après BOILLY (1967 b) que la destruction partielle des blastocytes mésodermiques par irradiation X ou injection intracoelomique de "Thorotrast" diminue la vitesse de segmentation caudale chez Syllis amica et que cette diminution est d'autant plus forte que la quantité d'irradiation X reçue ou de "Thorotrast" absorbé par les cellules est grande. On peut donc penser que cette limitation de la vitesse de segmentation et finalement du nombre total de segments régénérés provient d'un nombre moins important de blastocytes mésodermiques activés par rapport à celui des régénérats possédant une chaîne nerveuse. En effet, si le système nerveux périphérique suffit à

provoquer l'activation d'un certain nombre de blastocytes, il semble néanmoins incapable de maintenir l'activation de blastocytes prépygidiaux. Il est donc possible qu'au niveau de la zone de prolifération, un seuil minimum de fibres nerveuses soit requis pour maintenir l'activation de ces blastocytes. Cette condition n'étant réalisée que lorsque la chaîne nerveuse est présente ; nous rejoignons à ce propos l'idée émise par BOILLY (1967 a) selon laquelle "l'activation permanente des cellules mésodermiques pygidiales serait causée par la proximité des terminaisons axonales de l'extrémité de la chaîne nerveuse".

3 - Rôle de la chaîne nerveuse dans la croissance segmentaire

Nous examinerons la croissance longitudinale puis transversale des segments régénérés en l'absence de chaîne nerveuse.

a) Croissance segmentaire longitudinale

La croissance longitudinale des segments est normale dans les premières phases de la régénération mais s'arrête plus tôt que celle des régénérats normalement innervés. Les régénérats normaux sont en conséquence plus longs à nombre de segments égal que les régénérats édifiés en l'absence de chaîne nerveuse.

b) Croissance segmentaire transversale

La forme (cylindrique ou subcylindrique) et le faible diamètre (celui du pygidium) des régénérats obtenus en l'absence de chaîne nerveuse montrent que, dans les conditions de dénervation que nous avons réalisées, la croissance segmentaire transversale est bloquée chez les Nereis. Certains arguments nous font penser que la croissance transversale des segments résulterait essentiellement du développement plus important de la face ventrale dont la croissance serait stimulée par les nombreuses fibres nerveuses existant à ce niveau. On peut en effet remarquer dans la régénération caudale normale que les parapodes sont d'abord situés ventro-latéralement, puis occupent une position de plus en plus latérale, ceci vraisemblablement en relation avec une multiplication cellulaire particulièrement intense au niveau de la face ventrale, c'est-à-dire à proximité de la chaîne nerveuse et des nerfs segmentaires. En outre, dans les régénérats édifiés en l'absence de chaîne nerveuse, une croissance segmentaire transversale peut se manifester

dans le premier segment différencié, là où quelques cordons nerveux issus du dernier segment de la souche ont régénéré ; en particulier lorsqu'un ou deux nerfs et ganglions pédieux innervant les parapodes néoformés régénèrent dans ce segment.

Des résultats analogues ont été obtenus par HOLMES (1931) et BAILEY et BAILEY (1938) chez Nereis virens et par AVEL chez Eisenia foetida typica. Ce dernier auteur constate qu'un petit régénérat céphalique de diamètre nettement inférieur à celui des régénérats normaux peut se mettre en place en l'absence de chaîne nerveuse. Cet auteur considère la chaîne nerveuse comme "un important agent de commande de l'activité mitotique des tissus néoformés". De même chez les Amphibiens, SINGER et CRAVEN (1948) constatent que la dénervation d'un membre en cours de régénération chez Triturus viridescens entraîne l'arrêt complet de la croissance transversale du bourgeon de régénération alors que celui-ci s'allonge et se différencie en une patte miniature si la dénervation est pratiquée après les premières étapes de la régénération. Ces deux auteurs démontrent que cet arrêt de la croissance essentiellement transversale provient d'une diminution marquée et définitive du nombre de mitoses par unité de volume du régénérat.

Il semble donc que les nerfs segmentaires et la chaîne nerveuse dont ils sont issus dirigent la croissance notamment transversale du régénérat vraisemblablement en stimulant les mitoses des cellules de la paroi du corps.

B - ROLE "ORGANISATEUR" DE LA CHAÎNE NERVEUSE DANS LA REGENERATION CAUDALE

En l'absence de chaîne nerveuse, la cytodifférenciation de la plupart des éléments du blastème est normale. Toutefois la mise en place du tissu nerveux et de la musculature est perturbée. D'autre part la morphogenèse du régénérat est incomplète.

Nous discuterons donc successivement du rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation des tissus et dans la morphogenèse du régénérat.

1 - Rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation des tissu^s

a) Le tissu nerveux

Au cours de la régénération normale, la différenciation des cellules nerveuses se fait aux dépens des cellules épidermiques du régénérat situées en contact avec les fibres nerveuses régénérées à partir de la

chaîne nerveuse de la souche comme chez Magalia perarmata (THOUVENY, 1961), Polydora flava (THOUVENY, 1959 et 1961) et Syllis amica (BOILLY, 1967 a). Par contre, après "dénervation", la chaîne nerveuse n'est pas restituée. Les cellules épidermiques médio-ventrales du régénérat ne se différencient pas en éléments nerveux comme chez les témoins, vraisemblablement à cause de l'absence de fibres nerveuses ; en effet, après "dénervation", la chaîne nerveuse ne régénère jamais postérieurement en raison du retournement en direction céphalique de son extrémité sectionnée.

b) Le tissu musculaire

La musculature longitudinale des régénérats édifiés en l'absence de chaîne nerveuse est incomplète ou absente. Chez P. cultrifera, les faisceaux musculaires longitudinaux sont totalement absents du régénérat ; par contre, chez N. diversicolor et N. pelagica seuls les faisceaux longitudinaux ventraux manquent sur toute la longueur du régénérat, les faisceaux dorsaux étant présents bien que moins développés par rapport à ceux des témoins. En outre, les fibres musculaires circulaires de la paroi du corps s'édifient toujours normalement. Il semble que le traumatisme opératoire ne soit pas responsable de l'absence de différenciation musculaire longitudinale ; en effet, les Nereis "dénervées", qui à la suite d'un glissement de la chaîne nerveuse en position initiale régénèrent normalement, différencient une musculature pariétale complète comme les témoins.

On peut considérer à titre d'hypothèse que la différenciation de la musculature longitudinale ventrale est sous le contrôle de la chaîne nerveuse. Toutefois des expériences complémentaires s'avèrent nécessaires pour vérifier cette hypothèse.

2 - Rôle de la chaîne nerveuse dans la morphogenèse du régénérat

En l'absence de chaîne nerveuse, la différenciation des cirres anaux et des parapodes ne s'effectue pas. Nous envisagerons d'abord la différenciation des cirres anaux puis celle des parapodes.

a) Différenciation des cirres anaux

Chez les Nereis "dénervées", l'absence de cirres et mamelons anaux résulte manifestement de l'absence de cordons nerveux au niveau du pygidium. Dans certains cas, un cirre en position médio-ventrale,

ou très rarement deux cirres ventro-latéraux peuvent se différencier en l'absence de la chaîne nerveuse ; le régénérat possède alors un cordon nerveux longitudinal ventral et chaque cirre anal est en relation avec ce cordon nerveux.

b) Différenciation des parapodes

Les régénérats édifiés en l'absence de chaîne nerveuse sont le plus souvent dépourvus de parapodes. L'étude histologique de ces régénérats montre qu'aucune activité morphogénétique ne se manifeste ventro-latéralement là où devraient se différencier les parapodes, ni au sein de l'épiderme, ni dans le mésoderme. L'étude des régénérats obtenus dans ces conditions, mais portant 1, 2 ou 3 parapodes à leur base, montre que chaque parapode néoformé est en relation avec un nerf et un ganglion nerveux venant du dernier segment souche. Par contre, lorsqu'un cordon nerveux longitudinal ventral est présent tout le long du régénérat, on ne note aucune différenciation parapodiale. On peut donc penser que la différenciation des parapodes serait sous la dépendance indirecte de la chaîne nerveuse, celle-ci différenciant les nerfs et ganglions pédieux qui assureraient la différenciation parapodiale.

Il semble donc que l'absence de la chaîne nerveuse n'affecte que les structures dans lesquelles intervient l'ectoderme : le cirre anal (d'origine ectodermique) et le parapode (structure ecto-mésodermique). Des résultats obtenus par AVEL (1930) et OKADA et KAWAKAMI (1943) suggèrent que la chaîne nerveuse intervient aussi dans l'organisation du régénérat au niveau de l'ectoderme. Ces auteurs ont constaté qu'en induisant un régénérat céphalique chez Eisenia foetida par déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi du corps, ce régénérat présente une segmentation ectodermique, mais pas de segmentation mésodermique (interne).

A la lumière de ces observations, on peut penser que chez Nereis le système nerveux assure la différenciation de l'épiderme qui réagirait secondairement sur le mésoderme pour permettre l'édification du parapode.

IV - CONCLUSION

L'étude morphologique et histologique de la régénération caudale de Nereis en l'absence de la chaîne nerveuse montre que les potentialités régénératrices des individus "dénervés" sont limitées à la mise en place d'un régénérat segmenté, mais de plus petite taille que ceux des témoins et dans

la plupart des cas, dépourvu de parapodes et de cirres anaux. On peut donc considérer que la chaîne nerveuse intervient au cours de la régénération à la fois dans la croissance régénératrice et dans l'organisation du régénérat en assurant la différenciation des parapodes et des cirres anaux. Afin de préciser les modalités de l'action de la chaîne nerveuse dans l'édification de ces appendices, nous envisagerons dans le chapitre suivant le rôle du système nerveux dans la régénération parapodiale.

CHAPITRE II

ROLE DU SYSTEME NERVEUX DANS LA REGENERATION PARAPODIALE

Nous avons montré dans le chapitre précédent que l'absence de chaîne nerveuse au niveau du front d'amputation perturbe la croissance et la différenciation des régénérats caudaux de Nereis. Nous avons constaté en particulier que dans ces conditions les parapodes n'apparaissent pas sur le régénérat. Afin de préciser le rôle exact du système nerveux dans la différenciation parapodiale, nous avons étudié d'une part la régénération des parapodes dans différentes conditions de "dénervation" et d'autre part tenté d'induire une néoformation parapodiale en position hétérotope par déviation de la chaîne nerveuse.

I - TECHNIQUES OPERATOIRES

A - "DENERVATION" ET ABLATION PARAPODIALE (fig. 9)

Trois types de "dénervations" ont été réalisés :

- 1 - ablation du ganglion pédieux seul (fig. 9 b),
- 2 - ablation de la chaîne nerveuse seule (fig. 9 c),
- 3 - ablation de la chaîne nerveuse et d'un ganglion pédieux (fig. 9 d).

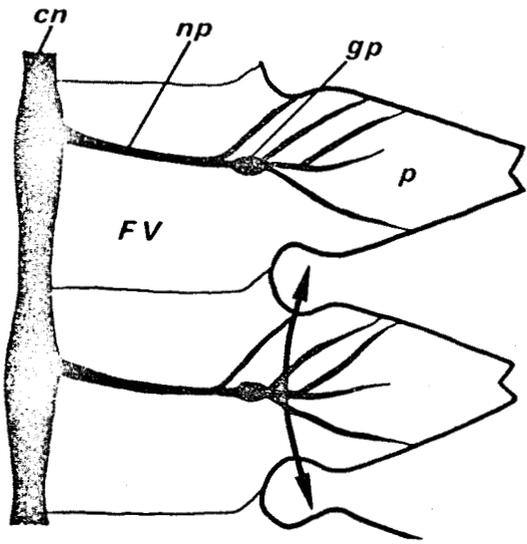
L'excision du ganglion pédieux est obtenue par découpage d'un volet triangulaire de paroi de corps ventro-latérale à la base du parapode. L'ablation de la chaîne nerveuse est réalisée comme précédemment (fig. 1 a).

Dans le premier type d'expériences, des N. pelagica et des N. diversicolor sont utilisées. Dans ce cas, les amputations de parapodes sont effectuées à différents niveaux du corps à raison de 2 à 5 amputations par individu. Dans les deux derniers types d'expériences (ablation de la chaîne nerveuse seule et ablation de la chaîne nerveuse et d'un ganglion pédieux), seules les N. pelagica ont pu être utilisées ; il est en effet possible dans ce cas de réaliser une "dénervation" sur une longueur suffisante (3 à 5 segments) pour pratiquer l'ablation du parapode ; par contre, chez N. diversicolor et P. cultrifera les accidents d'autotomie consécutifs à l'ablation de la chaîne nerveuse

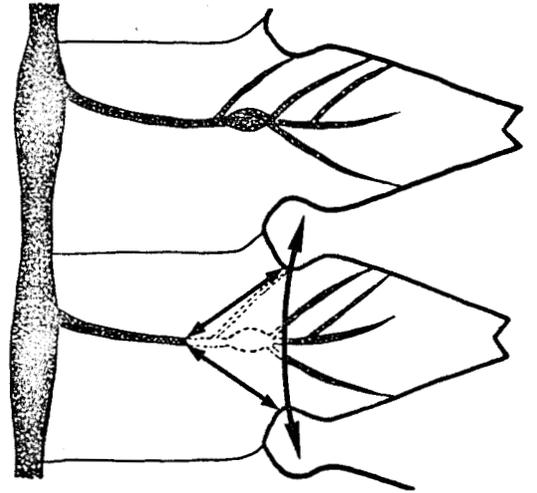
Figure 9 - Régénération parapodiale chez Nereis.

Schéma opératoire de l'ablation parapodiale () dans des conditions normales d'innervation (a) (témoins), et dans différentes conditions de "dénervation" (b, c et d). Les segments () indiquent les niveaux de l'incision de la paroi ventro-latérale du corps conduisant à l'ablation du ganglion pédieux. Les parties excisées du système nerveux sont représentées en pointillé.

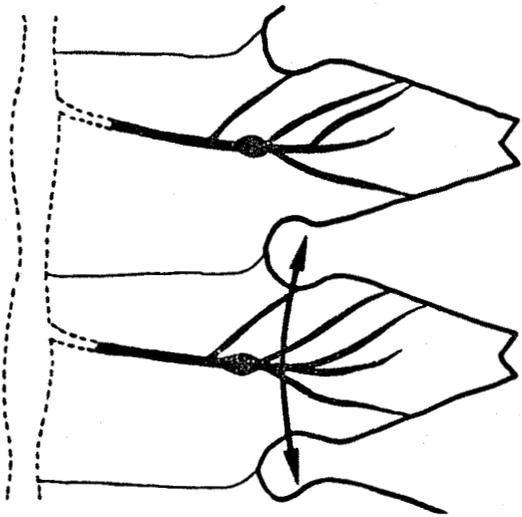
cn : chaîne nerveuse ; FV : face ventrale ; gp : ganglion pédieux ; np : nerf pédieux ; p : parapode.



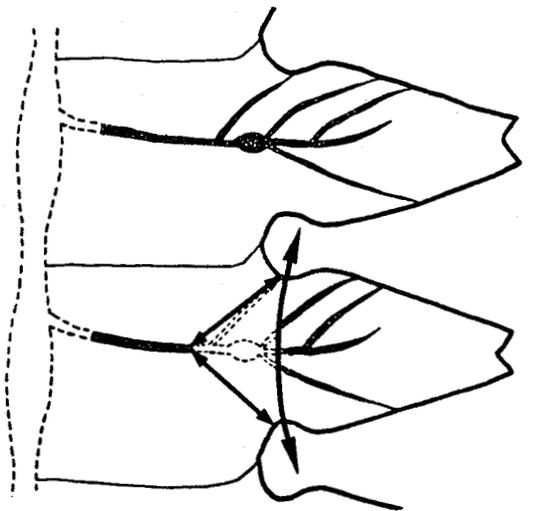
a



b



c



d

1 mm



laissent peu de segments sans chaîne nerveuse devant le plan de section (2 segments au plus chez N. diversicolor, 1 segment au plus chez P. cultrifera) et en conséquence ne permettent pas de pratiquer une amputation parapodiale dans de bonnes conditions.

L'amputation du parapode est réalisée à l'aide de ciseaux de Pascheff 1 mois environ après la "dénervation" (cas de l'ablation de la chaîne nerveuse), ou en même temps que celle-ci (cas de l'ablation du ganglion pédieux). Chez N. pelagica et N. diversicolor, un lot d'individus subit une simple ablation parapodiale (fig. 9 a) et sert de témoin pour l'étude de la régénération parapodiale normale.

B - DEVIATION DE LA CHAÎNE NERVEUSE DANS LA PAROI DU CORPS

L'expérience est conduite chez N. pelagica. L'opération consiste à dégager la chaîne nerveuse de la paroi ventrale du corps suivant le protocole habituel (fig. 1 a), la sectionner puis à dévier les extrémités de celle-ci soit dans la paroi latérale, soit dans la paroi dorsale du corps. Chaque extrémité de la chaîne nerveuse sectionnée est tirée à l'extérieur du corps, en direction antérieure (extrémité postérieure) ou postérieure (extrémité antérieure), par une fente pratiquée soit dans la paroi latérale de la zone inter-parapodiale (fig. 10 a), soit dans la paroi dorsale (fig. 10 b) à une distance comprise entre 1 et 5 segments de la zone "dénervée".

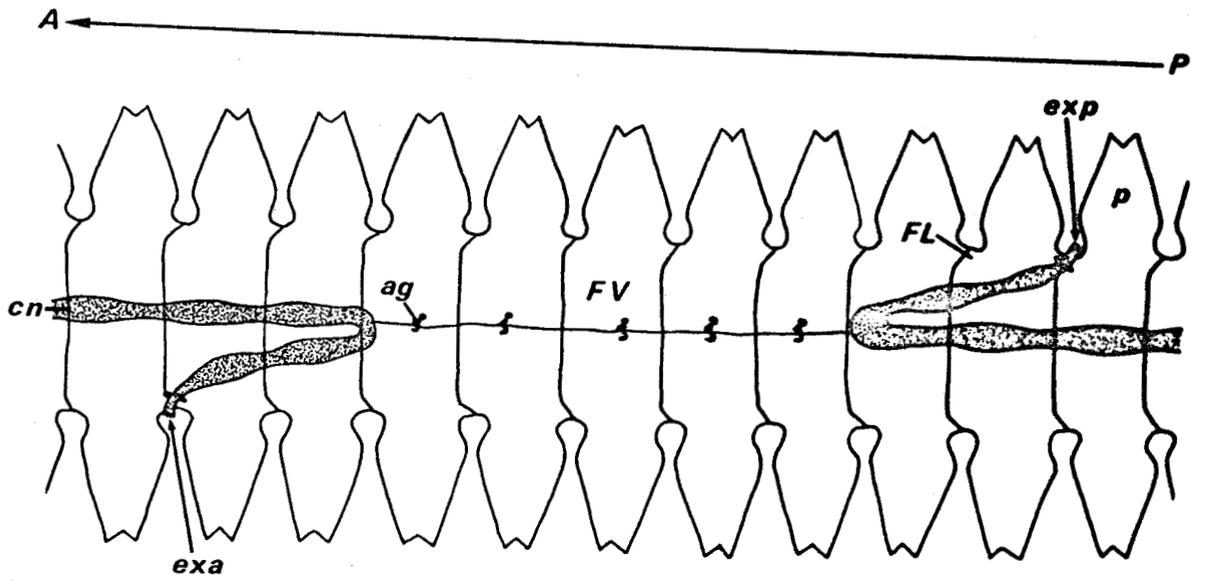
Avant d'exposer les résultats, il convient de rappeler la morphologie du parapode de Nereis (fig. 11 a). Le parapode de Nereis est composé de deux rames dorsale (notopode) et ventrale (neuropode) portant chacune un cirre ; le cirre dorsal étant toujours plus long que le cirre ventral. Chaque rame est formée de deux lobes et d'un mamelon sétigère supportant les soies et maintenue par un acicule rigide.

II - RESULTATS

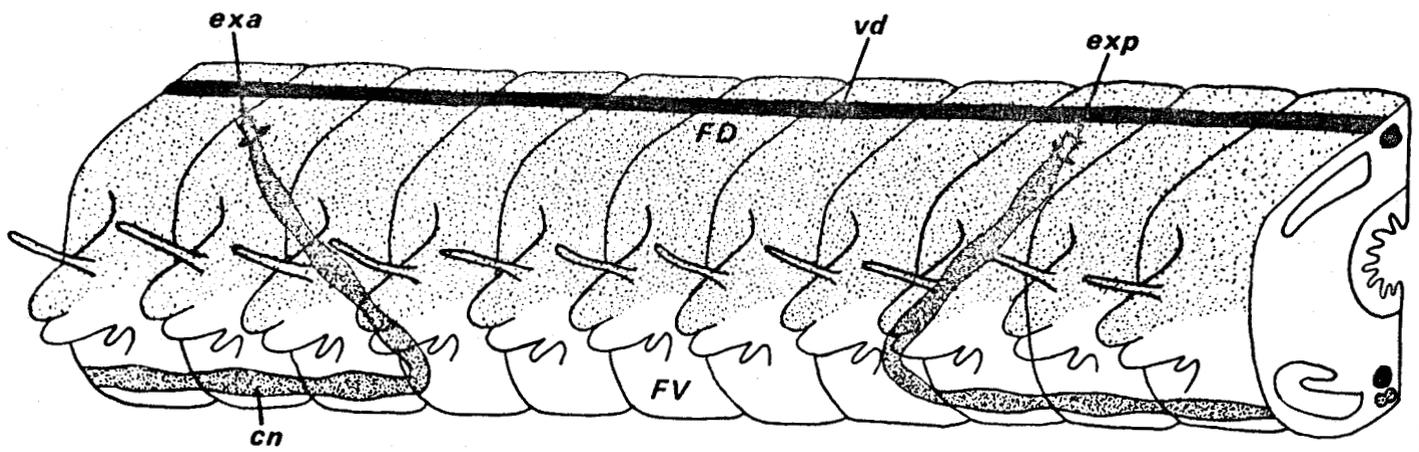
Nous exposerons successivement les résultats relatifs à la régénération parapodiale normale, dans différentes conditions de "dénervation" et à la déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi du corps.

Figure 10 - Technique de déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi latérale interparapodiale (a) et dans la paroi dorsale du corps (b).

$\begin{matrix} \uparrow \\ \text{A} \\ \text{P} \end{matrix}$: axe antéro-postérieur de la Nereis ; ag : agrafe en argent ;
 cn : chaîne nerveuse ; exa : extrémité antérieure de la chaîne nerveuse ; exp : extrémité postérieure de la chaîne nerveuse ;
 FD : face dorsale ; FL : face latérale ; FV : face ventrale ; p : parapode ;
 vd : vaisseau sanguin dorsal.



a



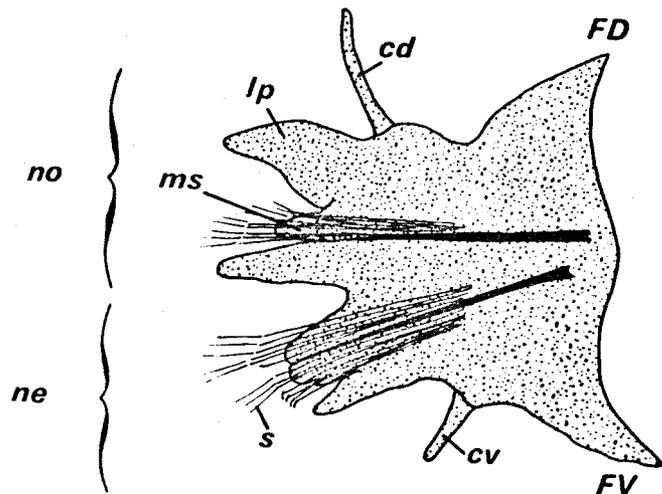
b

1mm

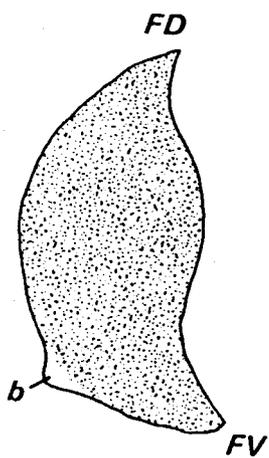


Figure 11 - Régénération parapodiale des Nereis normalement innervées : évolution des régénérats (b → f) et morphologie d'un parapode entier (a).

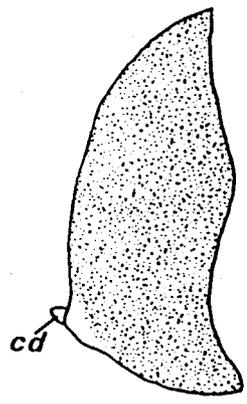
ac : acicule ; b : blastème de régénération ; cd : cirre dorsal ; cv : cirre ventral ; ebne : ébauche neuropodiale ; FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; lp : lobe parapodial ; ms : mamelon sétigère ; ne : neuropode ; no : notopode ; s : soie.



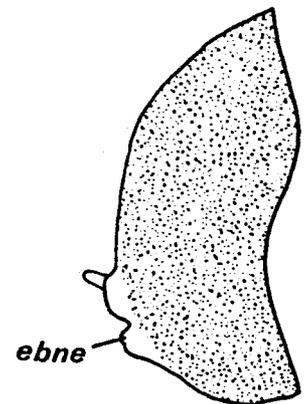
a



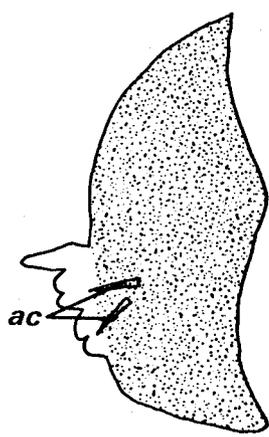
b



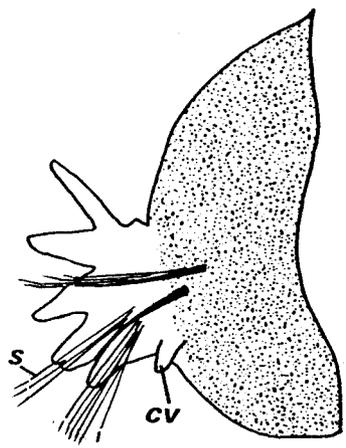
c



d



e



f

 *souche*
 *régénérat*

1mm



A - REGENERATION PARAPODIALE NORMALE (Tableaux 8 et 9)

La majorité des N. diversicolor (93 %) et toutes les N. pelagica amputées régénèrent un parapode complet. 7 % des N. diversicolor opérées ne présentent aucune néoformation pendant toute la durée de l'expérience jusqu'à 2 mois 1/2 après l'amputation ; dans ce cas les opérés cicatrisent dans un délai normal (4 à 8 jours après la section).

Nous procéderons à l'étude morphologique, puis histologique de la régénération parapodiale normale. L'étude histologique est réalisée essentiellement chez N. pelagica espèce chez laquelle tous les types de "dénervations" ont été effectuées.

1 - Etude morphologique de la régénération parapodiale

Comme pour la régénération caudale, nous distinguerons deux phases : d'abord l'édification du blastème de régénération puis la différenciation de celui-ci (fig. 11 et Tableau 10).

a) Edification du blastème de régénération

Immédiatement après l'amputation du parapode, les bords de la plaie se rapprochent sous l'effet de la contraction des fibres de la musculature pariétale voisine de la blessure. Toutefois, lorsque la section passe au dessus de la zone basale du parapode, les deux bords de la blessure restent plus largement ouverts que dans le cas où la section est effectuée à la racine même du parapode ; dans ce cas la cicatrisation est plus lente mais la régénération reste normale. La fermeture de la plaie est assurée par la mise en place d'un tissu cicatriciel constituant une aire ovale blanchâtre dont le grand axe est situé dorso-ventralement. 10 à 13 jours après l'amputation, un mamelon blanchâtre conique de 75 à 100 μ de diamètre sur 75 à 100 μ de longueur s'édifie sur la face ventrale de l'aire cicatricielle (fig. 11 b) ; il représente le blastème de régénération.

b) Différenciation du blastème de régénération

Elle se manifeste d'abord par l'apparition de l'ébauche du cirre dorsal (13 à 16 jours après la section) au sommet du blastème de régénération (fig. 10 c). Puis le blastème s'accroît ; au moment où il atteint un diamètre de 100 à 200 μ et une longueur de 100 à 200 μ , il représente l'ébauche du notopode. Un deuxième mamelon s'individualise sur la partie

Innervation segmentaire	Amputation	Nombre d'opérés			Régénération	
		total	éliminés par mort ou après autotomie	restant	absente	normale
Présence de la chaîne nerveuse	du parapode seul	15	3	<u>12</u>	0	12
	du parapode et du ganglion pédieux	16	2	<u>14</u>	0	14
Absence de la chaîne nerveuse	du parapode seul	5	3	<u>2</u>	1	1
	du parapode et du ganglion pédieux	6	2	<u>4</u>	3	1

Tableau 8 - Régénération parapodiale chez les *Nereis pelagica* normalement innervées et après "dénervation" (1 à 2 mois après l'amputation).

Innervation segmentaire	Amputation	Nombre d'opérés			Régénération	
		total	éliminés par mort ou après autotomie	restant	absente	normale
Présence de la chaîne nerveuse	du parapode seul	67	22	<u>45</u>	3 (7 %)	42 (93 %)
	du parapode et du ganglion pédieux	56	17	<u>39</u>	14 (36 %)	25 (64 %)

Tableau 9 - Régénération parapodiale chez les *Nereis diversicolor* normalement innervées et après ablation du ganglion pédieux (2 mois après l'amputation).



Phases évolutives	Stades	Temps (en jours après l'amputation)
I - Edification du blastème de régénération	- cicatrisation	4 à 8
	- mise en place du blastème	10 à 13
II - Différenciation du blastème et allongement du régénérat	- Différenciation :	
	. de l'ébauche du notopode et du cirre dorsal	13 à 16
	. de l'ébauche du neuropode	14 à 18
	. des 2 acicules	16 à 20
	. des lobes parapodiaux	16 à 22
	. du cirre ventral	18 à 25
	. des soies parapodiales	23 à 28
- Allongement et croissance en épaisseur	environ 90	

Tableau 10 - Evolution de la régénération parapodiale de Nereis normalement innervées. Les temps sont ceux de la majorité des individus observés, néanmoins ceux-ci peuvent varier considérablement d'un individu à l'autre.



ventrale du notopode : il s'agit de l'ébauche du neuropode (fig. 11 d ; Pl. VII, fig. a). Un acicule apparaît au niveau de chaque rame parapodiale en même temps que le notopode et le neuropode se subdivisent en deux lobes par différenciation d'une languette sur leur partie interne (fig. 11 e ; Pl. VII, fig. b). Enfin, le cirre ventral s'individualise sur le lobe ventral du neuropode. Corrélativement, le régénérat continue sa croissance et les soies parapodiales apparaissent (fig. 11 f ; Pl. VII, fig. c). Le parapode est complètement organisé 23 à 28 jours après l'amputation (Pl. VII, fig. d), et s'accroît jusqu'à atteindre une taille voisine de celle des parapodes de la souche environ 3 mois après la section.

2 - Etude histologique de la régénération parapodiale

0 à 2 jours après la section

Aussitôt après l'ablation du parapode, les deux lèvres de la plaie se rapprochent légèrement et subissent une introflexion sous l'effet de la contraction des fibres musculaires du niveau d'amputation. En outre, l'obturation de la blessure est assurée par l'accumulation d'un nombre important de cellules mésodermiques ; celles-ci constituent un bouchon cellulaire compact sans organisation apparente.

Le nerf pédieux est présent à proximité immédiate de la surface d'amputation.

2 à 8 jours après la section

C'est au cours de cette période que se réalise la cicatrisation de la plaie. Elle s'effectue aux dépens de l'épiderme blessé. Les cellules épidermiques en contact avec le bouchon mésodermique s'allongent perpendiculairement à la surface du corps et présentent une activation caractéristique analogue à celle observée dans la régénération caudale (Chapitre I) (Pl. VIII, fig. a). Elles s'étirent ensuite parallèlement à la surface où elles se disposent sur le massif mésodermique qui assurait jusqu'alors la fermeture de la blessure, en une couche continue raccordant les bords de l'épiderme ancien (6 à 8 jours après la section). Ce processus débute ventralement et se développe jusqu'en position dorsale. L'épithélium cicatriciel est alors constitué d'une assise de cellules hautes et étroites, orientées perpendiculairement à la surface du corps et qui s'étirent vers l'amas mésodermique sous-jacent (Pl. VIII, fig. b). Les cellules épidermiques situées

à proximité du front de section et non impliquées dans la cicatrisation présentent aussi une activation caractéristique.

Des fibres régénérées à partir du nerf pédieux sectionné pénètrent sous l'épiderme cicatriciel et dans le massif mésodermique d'abord ventralement (8 jours après la section) et progressivement en direction dorsale.

Corrélativement à l'édification de l'épithélium cicatriciel, l'amas mésodermique qui assurait la fermeture de la plaie diminue considérablement de volume ; il présente alors un aspect fibreux. Des cellules mésodermiques vraisemblablement de nature musculaire recouvrent le massif mésodermique qui se trouve donc isolé de la cavité coelomique ; certaines d'entre elles s'étirent parallèlement à la surface du corps soit dans une direction longitudinale, soit dans une direction transversale (Pl. VIII, fig. c).

Vers le 8ème jour après la section, une membrane basale apparaît entre les deux bords de la basale ancienne du côté ventral.

9 à 13 jours après la section

Cette étape est marquée par le début de la différenciation parapodiale.

Les cellules de l'épiderme cicatriciel disposées perpendiculairement à la surface du corps envoient des prolongements cytoplasmiques jusqu'au niveau de la membrane basale complètement différenciée. Des mitoses apparaissent au sein de l'épiderme activé à partir du 10ème jour après la section ; celui-ci se soulève et constitue un blastème de régénération.

Corrélativement, un certain nombre de cellules épidermiques en contact avec des fibres nerveuses régénérées s'enfoncent dans le coelome à deux niveaux différents situés dans un plan transversal de la partie ventrale de la zone cicatricielle. Ce processus aboutit à la formation de deux massifs restant en relation avec l'épiderme ; ces deux massifs représentent les ébauches des sacs sétigères (10 jours environ après la section).

Au cours de cette période l'amas mésodermique fibreux se résorbe totalement. Des cellules mésodermiques vraisemblablement d'origine coelomique se disposent en assez grand nombre contre l'épithélium cicatriciel et en particulier autour des ébauches de bulbes sétigères.

14 à 22 jours après la section

C'est au cours de cette période que la parapode se différencie complètement.

En même temps que se poursuit l'expansion latérale du régénérat assurée par la prolifération des cellules épidermiques, quelques groupes de cellules épidermiques présentent une activation caractéristique. Ces cellules s'étirent perpendiculairement à la surface du corps en direction du milieu extérieur et leur noyau se place en position apicale ; elles constituent des petites proéminences, ébauches de lobes parapodiaux sur le blastème de régénération (Pl. VIII, fig. d). Au fur et à mesure que le régénérat s'allonge, les bulbes sétigères s'enfoncent dans le coelome ; ils se présentent alors sous un aspect pédonculé dont le massif basal contient des cellules très activées (Pl. VIII, fig. e). L'une d'entre elle différencie ensuite, au niveau de chaque sac sétigère, un acicule qui se développe progressivement jusqu'à l'épiderme apical (Pl. IX, fig. a). Puis d'autres cellules activées sécrètent de la même manière chacune une soie.

Corrélativement, les cellules mésodermiques massées contre l'épiderme du régénérat et en particulier contre les bulbes sétigères se multiplient et tapissent les expansions du parapode et les bulbes sétigères au fur et à mesure de leur développement. Certaines d'entre elles se différencient ensuite en fibres musculaires et constituent la musculature pariétale du parapode ; un certain nombre d'entre elles s'orientent perpendiculairement à la paroi du parapode et forment des travées musculaires transversales. Celles disposées contre la partie basale du bulbe sétigère se différencient en musculature aciculaire.

23 jours à 2 ou 3 mois après la section

Le parapode est complètement différencié 23 jours environ après la section mais de petite taille. Sa croissance se maintient tout au long de cette période jusqu'à ce qu'il atteigne une taille voisine des parapodes souches situés à sa proximité (Pl. IX, fig. b).

B - REGENERATION PARAPODIALE CHEZ LES NEREIS "DENERVEES"

Nous envisagerons successivement les résultats obtenus après ablation du ganglion pédieux seul, de la chaîne nerveuse seule, puis de la chaîne nerveuse et du ganglion pédieux (tableaux 8 et 9).

Il convient de signaler qu'un nombre important d'individus opérés subissent une autotomie dans la zone "dénervée" ; environ 10 % seulement des N. pelagica opérées ont pu subir l'ablation parapodiale dans la zone "dénervée".

1 - Régénération parapodiale après ablation du ganglion pédieux seul

Elle est normale ou nulle.

Régénération normale - Elle est observée chez toutes les N. pelagica (12 cas) et 64 % des N. diversicolor (39 cas) opérées. La régénération s'effectue de la même manière et dans les mêmes délais que celle observée après la seule amputation du parapode. L'examen histologique montre que le système nerveux parapodial (nerf et ganglion pédieux) est présent.

Régénération absente - Elle concerne 36 % des N. diversicolor opérées. La blessure cicatrise alors normalement 4 à 10 jours après la section. Cependant aucune néoformation n'apparaît pendant toute la durée de l'expérience (jusqu'à 2 mois 1/2 après l'amputation). L'étude histologique montre que le ganglion pédieux n'est pas restitué et que seul le nerf pédieux est présent ventro-latéralement. L'épiderme reconstitué au niveau de la plaie ne présente aucune activité particulière.

2 - Régénération parapodiale après ablation de la chaîne nerveuse seule

2 Nereis sur 5 restent en expérience après élimination par autotomie dans la zone opérée ; l'absence de régénération est observée dans un cas et une régénération normale dans l'autre cas.

Régénération absente - Dans ce cas la cicatrisation est achevée 10 jours après la section ; aucune néoformation n'est édiflée jusqu'à 1 mois après l'amputation date à laquelle l'animal a été fixé. L'observation histologique montre que le ganglion pédieux manque au front de section ; cet individu doit donc être considéré comme ayant subi l'ablation de la chaîne nerveuse et du ganglion pédieux.

Régénération normale - Elle concerne un seul opéré chez lequel une ébauche parapodiale apparaît 23 jours après l'ablation du parapode ; le parapode néoformé est complètement différencié 40 jours après la section ; sa taille est cependant inférieure à celle des parapodes témoins de même âge. La présence du système nerveux pédieux est confirmée par l'étude histologique (Pl. IX, fig. c).

3 - Régénération parapodiale après ablation de la chaîne nerveuse et du ganglion pédieux

La régénération d'un parapode concerne un individu sur 4 opérés restant en expérience.

Régénération absente (3 cas) - Après une cicatrisation normale mais plus lente que chez les Nereis normalement innervées de l'ordre de 8 à 15 jours, aucune ébauche parapodiale n'apparaît au front de section pendant toute la durée de l'expérience (1 à 2 mois après l'ablation du parapode). L'absence du ganglion pédieux est vérifiée dans tous les cas sur coupes histologiques ; en outre aucune activité morphogénétique n'est décelée au sein de l'épiderme cicatriciel.

Régénération normale (1 cas) - La régénération est identique à celle des témoins. Un parapode pratiquement complet est édifié 26 jours après la section ; un acicule pigmenté se différencie dans le régénérat, mais les soies ne sont pas présentes. L'examen histologique de cet individu révèle que le ganglion pédieux est effectivement absent. Un cordon nerveux important régénéré à partir du nerf pédieux ancien pénètre dans l'ébauche du parapode (Pl. IX, fig. d). D'autre part, un mince cordon nerveux et un ganglion néoformés occupent la place de la chaîne nerveuse ancienne dans le segment amputé.

C - DEVIATION DE LA CHAÎNE NERVEUSE DANS LA PAROI DU CORPS

Nous examinerons les résultats obtenus après déviation de la chaîne nerveuse d'abord dans la paroi latérale puis dans la paroi dorsale du corps (Tableau 11).

1 - Déviatiion de la chaîne nerveuse dans la paroi latérale du corps

La majorité des opérés sont éliminés notamment par autotomie postopératoire, soit 56 % des individus dans le cas de déviation de l'extrémité postérieure de la chaîne nerveuse et 83 % des individus dans le cas de déviation de l'extrémité antérieure de la chaîne nerveuse.

Chez les Nereis restant en expérience, une formation surnuméraire peut se développer au niveau de contact entre la paroi du corps et l'extrémité

Secteur dans lequel la chaîne nerveuse est déviée	Type d'extrémité de chaîne nerveuse déviée	Nombre d'individus			Induction		Absence de morphogenèse supplémentaire
		opérés	éliminés par mort ou après autotomie postopératoire	restant	d'un parapode	d'une néoformation indifférenciée	
Paroi latérale du corps	postérieure	66	37 (56 %)	29 (44 %)	4	10	15
	antérieure	36	30 (83 %)	6 (17 %)	0	2	4
Paroi dorsale du corps	postérieure	18	5 (28 %)	13 (72 %)	0	6	7
	antérieure	15	15 (100 %)	0	-	-	-

Tableau 11 - Induction d'une morphogenèse supplémentaire par déviation de la chaîne nerveuse dans les parois latérale et dorsale du corps chez Nereis pelagica.



antérieure ou postérieure de la chaîne nerveuse sectionnée. Les néoformations édifiées dans ces conditions représentent soit un parapode normal, soit une formation indifférenciée. Dans les autres cas, aucune morphogenèse surnuméraire n'apparaît au niveau où la chaîne nerveuse a été déviée.

Nous envisagerons chacun de ces trois types de réponses à la déviation de la chaîne nerveuse.

a) Absence de morphogenèse supplémentaire

Elle est observée chez la moitié des Nereis restant en expérience (15 cas de déviation de l'extrémité postérieure et 4 cas de déviation de l'extrémité antérieure de la chaîne nerveuse) ; aucune activité morphogénétique ne se manifeste dans la paroi du corps au niveau où l'extrémité de la chaîne nerveuse a été déviée, jusqu'à 2 à 4 mois après l'opération. L'étude histologique de ces opérés montre que l'extrémité de la chaîne nerveuse baigne dans la cavité coelomique et ne contracte aucun rapport morphologique avec la paroi du corps.

b) Induction d'une formation indifférenciée

Elle concerne $1/3$ des opérés restant en expérience. La néoformation apparaît 15 à 20 jours après l'opération au niveau où la chaîne nerveuse pénètre dans la paroi latérale du corps. Elle se présente sous la forme d'une excroissance non pigmentée (fig. 12 A 1 ; Pl. X, fig. a et b) de forme variable (conique, cylindrique, trapue ou filiforme) ne dépassant pas 150 μ de longueur. Ces formations supplémentaires conservent le même aspect pendant toute la durée de l'expérience (jusqu'à 2 à 6 mois après la déviation).

L'étude histologique de ces néoformations montre qu'elles sont le plus souvent composées d'un épiderme pluristratifié à cellules hautes, tassées les unes contre les autres à l'intérieur duquel pénètre l'extrémité de la chaîne nerveuse (Pl. XI, fig. a et b). La cavité coelomique ne s'étend généralement pas dans ces excroissances, à l'exception toutefois d'un cas obtenu après déviation de la face antérieure de la chaîne nerveuse où le soulèvement épidermique constitue une formation creuse en relation avec le coelome et revêtue intérieurement par des fibres musculaires (Pl. XI, fig. e).

c) Induction d'une néoformation parapodiale

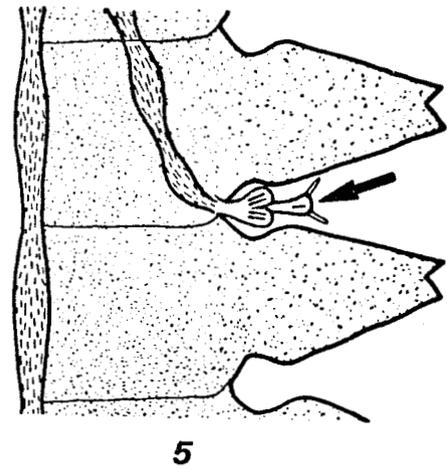
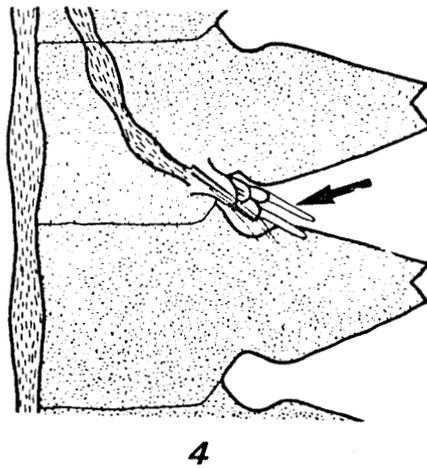
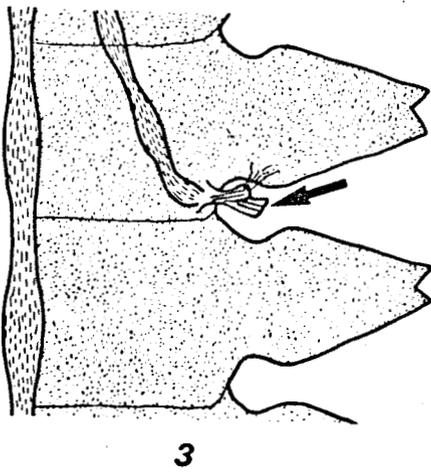
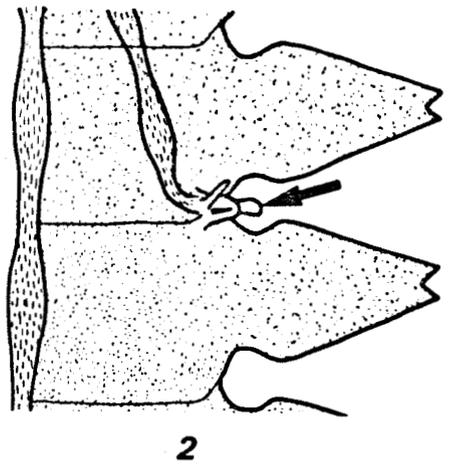
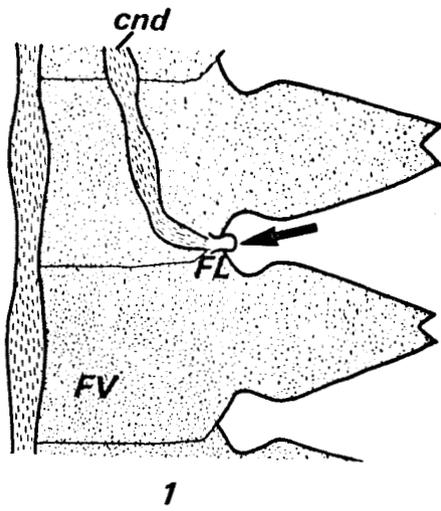
Elle concerne 4 Nereis chez lesquelles la face postérieure de la chaîne nerveuse sectionnée est restée en contact avec la paroi latérale

Figure 12 - Néof ormation (flèche) après déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi latérale du corps (A) d'une excroissance indifférenciée (1) ou d'un parapode surnuméraire (2, 3, 4 et 5) et dans la paroi dorsale du corps (B) d'une excroissance indifférenciée.

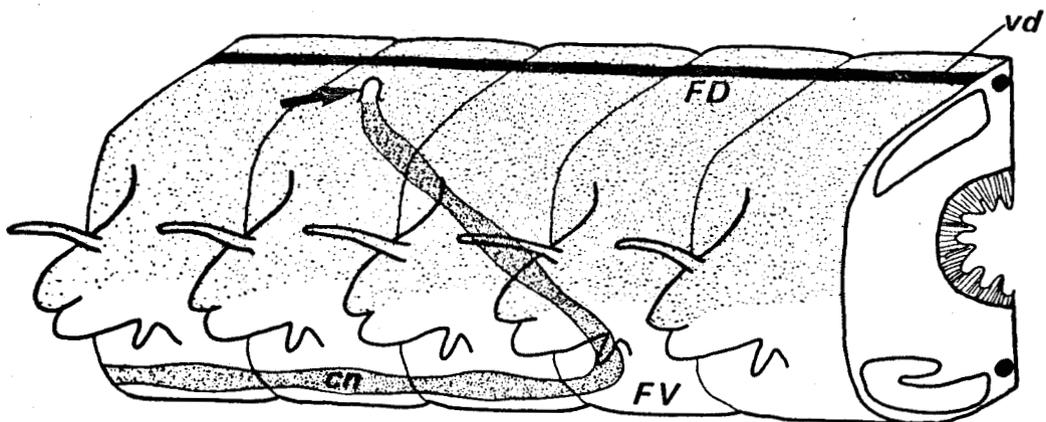
cn : chaîne nerveuse ; cnd : chaîne nerveuse déviée ;

FD : face dorsale ; FL : face latérale ; FV : face ventrale ;

vd : vaisseau sanguin dorsal.



A



du corps. Dans ce cas une formation indifférenciée apparaît 15 à 22 jours après l'opération au niveau de contact entre la paroi du corps blessée et l'extrémité de la chaîne nerveuse déviée. Puis un parapode complet ou non, mais le plus souvent anormal, voire aberrant, est édifié latéro-ventralement 1 mois environ après l'opération. Ces parapodes bien que de structure histologique normale présentent une croissance limitée (jusqu'à 2 mois après la déviation) (Pl. XI, fig. c).

Nous décrivons successivement chacun des 4 cas de morphogenèse parapodiale surnuméraire.

1er cas - Le parapode néoformé est implanté à proximité du pli dissépimentaire. Il est constitué de deux lobes juxtaposés dans un plan transversal du corps ; le lobe le plus ventral porte un acicule et un cirre court de type ventral (fig. 12 A 2). Cependant le caractère incomplet du parapode ne permet pas de déterminer avec certitude son orientation. L'évolution de cette néoformation n'a pas été suivie au delà de 1 mois 1/2 après l'opération en raison de la mort de l'animal.

2ème cas - Le parapode supplémentaire est disposé entre le pli dissépimentaire et la base d'un parapode de la souche. Il est composé de deux lobes superposés maintenus par deux acicules ; le lobe le plus ventral porte des soies de type neuropodial (fig. 12 A 3 ; Pl. X, fig. d et e).

3ème cas - Le parapode induit est situé à la base d'un parapode de la souche. Il possède quatre lobes ; les deux lobes placés côte à côte en regard de la face dorsale portent chacun un cirre de type dorsal dépassant nettement l'ensemble du parapode ; les deux autres lobes plus ventraux maintenus par deux acicules chacun sont superposés, le plus ventral portant des soies de type ventral (fig. 12 A 4 ; Pl. X, fig. c). Le caractère anormal de cette néoformation parapodiale empêche de définir avec certitude son orientation ; cette morphogenèse parapodiale résulte vraisemblablement de la fusion de deux parapodes sur leur face latérale.

4ème cas - Le parapode néoformé est implanté à mi-distance entre deux parapodes adjacents de la souche. Il présente trois lobes : l'un en regard de la face dorsale porte deux cirres, les deux autres situés côte à côte en regard de la face ventrale portent chacun deux acicules. La structure aberrante de ce parapode empêche de déterminer son orientation (fig. 12 A 5).

2 - Déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi dorsale du corps

On constate qu'il n'y a jamais d'induction parapodiale sur-numéraire au niveau de contact entre l'extrémité déviée de la chaîne nerveuse et la paroi dorsale du corps ; néanmoins, une néoformation indifférenciée peut apparaître à ce niveau. Nous examinerons les deux types de réponses à la déviation de la chaîne nerveuse : d'abord l'absence de morphogenèse supplémentaire puis l'induction d'une néoformation indifférenciée.

a) Absence de morphogenèse supplémentaire

Elle concerne 7 individus (3 mois après la déviation). Leur étude histologique montre que l'extrémité déviée de la chaîne nerveuse est présente dans la paroi du corps. Dans certains cas en effet, des cordons nerveux régénèrent à partir de l'extrémité sectionnée de la chaîne nerveuse dans la musculature dorsale en direction de l'épiderme et s'infiltrèrent entre celui-ci et la membrane basale (Pl. XI, fig. d). Dans d'autres cas, l'extrémité de la chaîne nerveuse est en contact direct avec l'épiderme dorsal qui présente à ce niveau une activation de ses cellules.

b) Induction d'une néoformation indifférenciée

Elle est observée chez 6 individus ; une excroissance de petite taille apparaît 1 mois environ après la déviation, au niveau de contact entre l'extrémité de la chaîne nerveuse et la paroi du corps blessée, et conserve le même aspect pendant toute la durée de l'expérience (jusqu'à 3 mois après la déviation) (fig. 12 B).

L'examen histologique montre que l'excroissance induite est généralement constituée d'un épiderme pluristratifié faisant saillie par rapport à la surface du corps, la membrane basale restant parallèle à celle-ci . Dans un seul cas, la prolifération cellulaire de l'épiderme en contact avec un cordon nerveux régénéré à partir de la chaîne nerveuse aboutit à l'évagination de l'épiderme ; cette petite cavité est revêtue intérieurement par des fibres musculaires (Pl. XI, fig. f).

III - DISCUSSION

Les résultats obtenus chez Nereis après "dénervation" et déviation de la chaîne nerveuse ventrale en position hétérotope montrent que la régénération parapodiale est sous le contrôle du système nerveux. Nous discuterons d'abord du rôle trophique du système nerveux puis nous dégagerons les conditions de déclenchement de la morphogenèse parapodiale.

A - ROLE TROPHIQUE DU SYSTEME NERVEUX DANS LA REGENERATION PARAPODIALE

Le rôle trophique du système nerveux dans la régénération parapodiale est démontré par les expériences de "dénervation" et de déviation de la chaîne nerveuse.

1 - Régénération parapodiale après "dénervation" du segment amputé

L'examen des résultats obtenus après ablation d'une partie du système nerveux dans le segment amputé montre que la régénération parapodiale est empêchée uniquement lorsque à la fois la chaîne nerveuse et le ganglion pédieux correspondant sont absents du segment amputé. Normalement, en présence de l'une seulement de ces deux structures nerveuses (chaîne nerveuse ou ganglion pédieux) la régénération est possible. Il apparaît en particulier, que la présence du système nerveux pédieux est indispensable pour que la régénération s'effectue ; en effet, après ablation du ganglion pédieux, la régénération parapodiale a lieu seulement après régénération de celui-ci à partir de la chaîne nerveuse. Nous avons cependant obtenu un cas de régénération parapodiale après ablation de la chaîne nerveuse et du ganglion pédieux ; il semble donc que le nerf pédieux ait assuré à lui seul la régénération parapodiale. Toutefois, en raison du faible pourcentage de réussite des expériences de "dénervation" parapodiale, des expériences complémentaires s'avèrent nécessaires pour déterminer avec plus de précision le rôle du système nerveux dans la régénération parapodiale. L'étude histologique de la régénération parapodiale montre d'ailleurs que la différenciation parapodiale se manifeste au niveau de l'épiderme en contact avec les fibres régénérées du nerf pédieux sectionné, de la même façon qu'au cours de la régénération caudale. Par contre, en l'absence d'innervation, aucune activité morphogénétique ne se manifeste au sein de l'épiderme cicatriciel comme dans les régénérats caudaux édifiés

en l'absence de chaîne nerveuse et dépourvus de nerfs et ganglions pédieux.

2 - Régénération parapodiale après déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi du corps

L'induction d'un parapode supplémentaire par déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi du corps met également en évidence le rôle trophique de celle-ci dans la morphogenèse parapodiale. L'étude histologique montre que l'innervation du parapode surnuméraire est assurée par la présence d'un nerf et d'un ganglion pédieux. L'origine de ce système nerveux parapodial reste cependant à préciser. En effet, nous ne savons pas si le nerf pédieux néoformé provient de l'extrémité même de la chaîne nerveuse par régénération ou bien d'un nerf pédieux de la chaîne nerveuse déviée, sectionné au cours de la "dénervation". Néanmoins, on peut considérer que c'est la chaîne nerveuse dans son ensemble qui induit la formation des parapodes surnuméraires. Ce résultat s'oppose donc à ceux obtenus chez d'autres Annélides. En effet, chez l'Oligochète Eisenia foetida (AVEL, 1930 à 1950 ; OKADA et Coll., 1943 et 1944), les Polychètes Spirographis spallanzanii (KIORTSIS et MORAITOU, 1965) et Clymenella torquata (SAYLES, 1939 à 1943), les néoformations supplémentaires obtenues après déviation ou greffe de la chaîne nerveuse sont de type céphalique ou caudal. D'autre part, il apparaît que chez la Nereis la qualité du tégument au niveau duquel la déviation est effectuée, intervient dans l'induction de morphogenèse surnuméraire. Nous avons constaté en effet qu'une néoformation parapodiale peut être obtenue uniquement après déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi latérale du corps. Par contre, lorsque la déviation de la chaîne nerveuse est réalisée dans la paroi dorsale ou ventrale (à la suite de l'ablation de la chaîne nerveuse et de la déviation de son extrémité sectionnée dans le tégument ventral : Chapitre I), aucun parapode n'apparaît au niveau de contact de l'extrémité de la chaîne nerveuse et du tégument. Cependant dans ce cas, il peut apparaître (cas de la déviation sur la face dorsale) une petite excroissance indifférenciée au niveau de la zone de contact chaîne nerveuse - tégument ; toutefois la nature de cette excroissance reste indéterminée.

En résumé, les expériences de "dénervation" et de déviation de la chaîne nerveuse confirment la dépendance nerveuse de la régénération parapodiale ; en particulier elles soulignent l'importance du système nerveux pédieux dans le déclenchement d'une morphogenèse parapodiale. Nos résultats sont conformes à ceux obtenus par BOILLY-MARER (1971 b) chez la même espèce.

Cet auteur a montré en effet que le déclenchement d'une morphogenèse parapodiale par juxtaposition, de paroi de corps, hétéropolaire (dorso-ventrale) n'est possible que si un nerf pédieux est présent au niveau de la zone de contact des téguments. D'autre part, nos résultats permettent d'expliquer l'absence de différenciation parapodiale sur les régénérats caudaux édifiés en l'absence de chaîne nerveuse ; dans ce cas en effet, le système nerveux pédieux est absent.

B - CONDITIONS DU DECLENCHEMENT D'UNE MORPHOGENESE PARAPODIALE

L'existence du système nerveux parapodial représente une condition nécessaire au déclenchement d'une morphogenèse parapodiale, elle n'est toutefois pas suffisante. En effet, la déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi du corps peut provoquer une néoformation parapodiale supplémentaire dans le secteur latéral interparapodial, mais jamais dans les secteurs dorsal et ventral. Des observations de même ordre ont été notées par KIORTSIS et MORAITOU (1965) chez le Polychète Spirographis spallanzanii ; ces auteurs constatent après déviation de la chaîne nerveuse dans les secteurs dorsal, latéral et ventral du corps que le secteur latéral présente une meilleure réactivité morphogénétique que les secteurs dorsal et ventral. Chez Nereis pelagica la qualité de la paroi du corps dans laquelle est effectuée la déviation de la chaîne nerveuse semble jouer un rôle essentiel dans l'induction d'une morphogenèse surnuméraire. BOILLY-MARER (1971 a et 1971 b) a d'ailleurs démontré que chez N. pelagica une morphogenèse parapodiale peut être induite également par l'association (par greffe) de parois de corps hétérologues (dorsale et ventrale) si les conditions d'innervation sont réalisées. Dans ce cas le parapode obtenu est toujours disposé dans un plan perpendiculaire à la ligne de contact des tissus dorsal et ventral passant par l'axe du nerf pédieux, les zones parapodiales situées en regard de la face ventrale et de la face dorsale étant respectivement de nature ventrale et dorsale. Si l'on transpose les conclusions de cet auteur à nos résultats, on peut considérer qu'il existe entre les deux bords de la plaie effectuée, un certain degré d'hétérogénéité tissulaire dans la paroi latérale du corps ; cette hétérogénéité ne s'exprimerait qu'après lésion de la paroi du corps et en présence de la chaîne nerveuse déviée à ce niveau. L'orientation des parapodes induits après déviation de la chaîne nerveuse est en accord avec cette hypothèse. En effet, malgré le caractère anormal des parapodes obtenus, nous avons généralement pu déterminer que leur orientation est conforme aux

territoires situés à leur proximité ; ils sont implantés dans un plan transversal ou subtransversal, la partie située en regard de la face ventrale du corps étant toujours de qualité plus ventrale que celle située en regard de la face dorsale, cette dernière étant dans un cas de qualité nettement dorsale. Selon cette hypothèse, l'hétérogénéité tissulaire présente dans le secteur latéral ne s'exprimerait normalement pas, en raison de l'absence de cordons nerveux à ce niveau.

IV - CONCLUSION

Les résultats obtenus après ablation d'une partie du système nerveux dans un segment amputé d'un parapode et déviation de la chaîne nerveuse, confirment la dépendance de la morphogenèse parapodiale vis-à-vis du système nerveux pédieux chez Nereis ; en effet, en son absence, la régénération parapodiale est impossible et inversement une morphogenèse parapodiale surnuméraire peut être produite par déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi du corps. Les résultats de cette expérience de déviation de la chaîne nerveuse dans les secteurs latéral (interparapodial), dorsal et ventral montrent en outre que seul le secteur latéral est compétent à induire une morphogenèse parapodiale.

CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE

Chez Nereis, la chaîne nerveuse n'est pas nécessaire à l'édification d'un régénérat caudal segmenté ; néanmoins, elle permet une croissance normale et l'organisation complète du régénérat en assurant en particulier la différenciation des parapodes et des cirres anaux. Par contre, la morphogenèse régénératrice parapodiale est sous la dépendance du système nerveux pédieux.

DEUXIEME PARTIE

ETUDE DU ROLE DE LA CHAINE NERVEUSE DANS LA
DIFFERENCIATION DU REGENERAT CAUDAL DE NEREIS.

Les résultats de l'étude morphologique et histologique de la régénération caudale des Nereis "dénervées" nous ont permis de mettre en évidence le rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation du régénérat.

La chaîne nerveuse assure en particulier la différenciation de certains tissus (tissu nerveux et musculature longitudinale ventrale) et permet l'édification des appendices segmentaires (parapodiaux et pygidiaux). Compte tenu des résultats de BOILLY-MARER (1971 a et 1971 b) relatifs aux conditions de différenciation parapodiale (nécessité d'une juxtaposition de territoires hétérologues et innervation de la zone de contact), on peut interpréter l'absence de différenciation parapodiale dans les régénérats par l'absence de chaîne nerveuse et de nerfs et ganglions pédieux dans le régénérat ou encore par l'absence de polarité dorso-ventrale. D'autre part, nous avons constaté aussi que la croissance des segments néoformés est insignifiante, voire nulle en l'absence de la chaîne nerveuse : tous les segments régénérés présentent en effet pratiquement la même taille ; dans ces conditions le régénérat apparaît donc comme étant dépourvu de polarité antéro-postérieure.

Ces observations nous permettent donc de supposer que la chaîne nerveuse interviendrait dans l'établissement des gradients de différenciation dorso-ventral et antéro-postérieur du régénérat caudal. Nous nous proposons d'apprécier la valeur de chacune de ces deux hypothèses respectivement dans les chapitres III et IV.

Dans le but de faciliter la lecture de l'exposé, nous avons qualifié d'une part d'"aneurogéniques" les régénérats obtenus en l'absence de chaîne nerveuse, dépourvus de chaîne nerveuse et de cordons nerveux, d'autre part de "partiellement innervés" les régénérats édifiés dans les mêmes conditions, mais qui possèdent quelques cordons nerveux et différencient un certain nombre d'appendices segmentaires.

CHAPITRE III

ROLE DE LA CHAÎNE NERVEUSE DANS LA MISE EN PLACE DU GRADIENT DE DIFFÉRENCIATION DORSO-VENTRAL DU RÉGÉNÉRAT

Nous avons analysé la qualité de la différenciation des faces ventrale et dorsale des régénérats "aneurogéniques" et "partiellement innervés" d'une part en fonction de critères (morphologiques, histologiques et morphogénétiques) accessibles à l'observation directe et d'autre part au moyen de la méthode expérimentale. Nous rapporterons d'abord les particularités morphologiques, histologiques et morphogénétiques de ces régénérats puis les résultats de nos expériences.

I - PARTICULARITÉS DES RÉGÉNÉRATS "ANEUROGÉNIQUES" ET "PARTIELLEMENT INNERVES"

A - PARTICULARITÉS MORPHOLOGIQUES

Elles se traduisent essentiellement par la présence de pigments de nature "dorsale" sur la face ventrale de certains régénérats.

La face dorsale des Nereis intactes est caractérisée par une pigmentation blanchâtre (P. cultrifera) ou jaunâtre (N. pelagica et N. diversicolor) située de part et d'autre du vaisseau sanguin longitudinal dorsal. Les régénérats normaux présentent également cette coloration uniquement sur leur face dorsale. Par contre, certains régénérats "aneurogéniques" (P. cultrifera) portent des pigments dorsaux sur leurs deux faces opposées ; ces pigments sont alors disposés sur toute la périphérie du régénérat en anneaux blanchâtres situés à proximité de chaque vaisseau sanguin transversal. Cette même distribution des pigments typiquement dorsaux est observée dans les régénérats "partiellement innervés", sauf au niveau d'une zone médio-ventrale possédant les deux parapodes néoformés ; à ce niveau seuls les lobes dorsaux des notopodes présentent la pigmentation typique (fig. 13).

B - PARTICULARITÉS HISTOLOGIQUES

La face ventrale des régénérats ne présente ni les caractères d'une face dorsale, ni ceux d'une face ventrale ; en effet, la chaîne nerveuse est absente et les faisceaux musculaires longitudinaux ne sont pas différenciés.

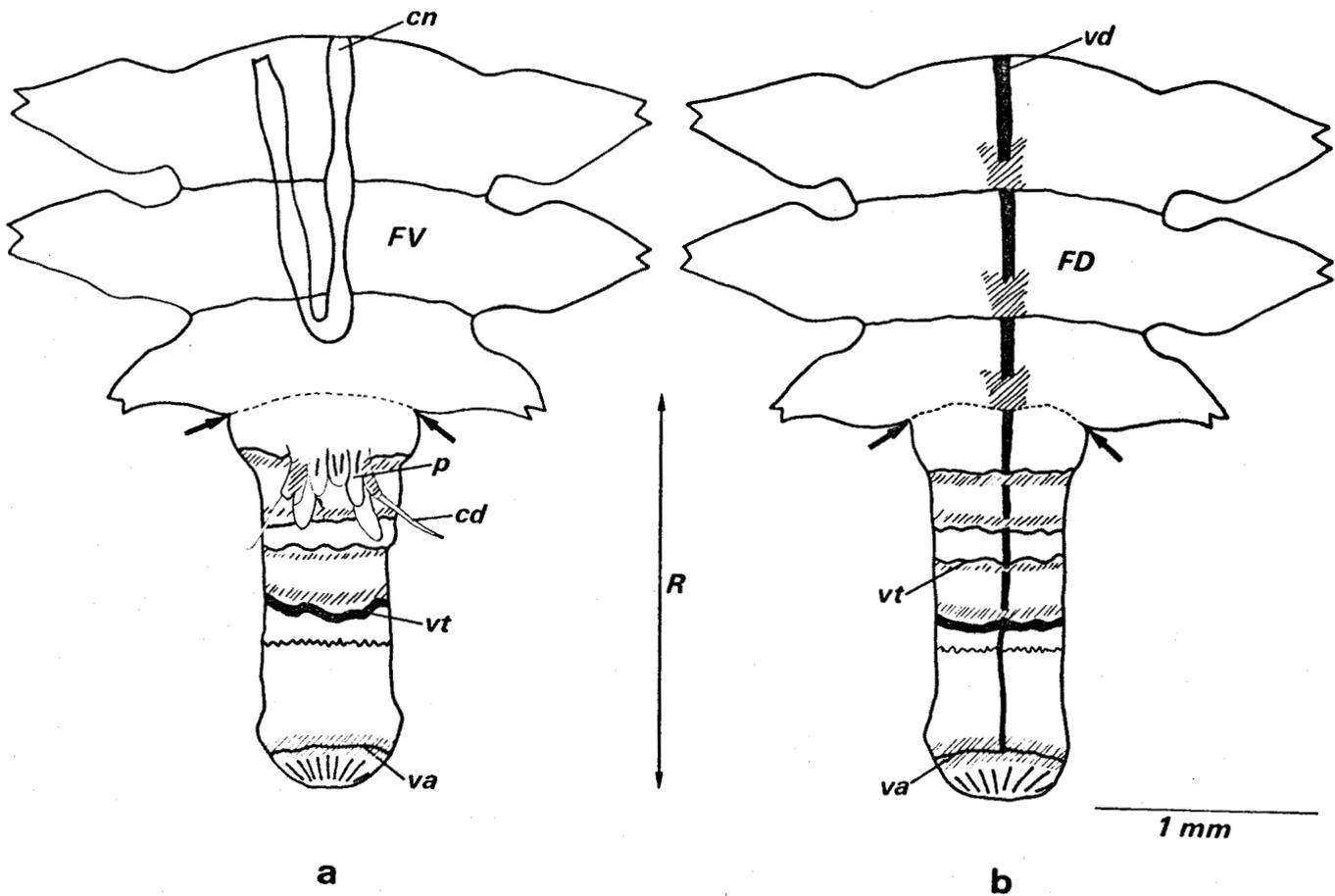


Figure 13 - Régénération postérieure en l'absence de chaîne nerveuse chez *Perinereis cultrifera*. Répartition de la pigmentation de type dorsal (▨) sur un régénérat partiellement innervé (les flèches indiquent le niveau de section).

cd : cirre parapodial dorsal ; cn : chaîne nerveuse ; FD : face dorsale ; FV : face ventrale ;
 p : parapode ; R : régénérat ; va : vaisseau sanguin anal ; vd : vaisseau sanguin dorsal ;
 vt : vaisseau sanguin transversal.

Par contre, une face dorsale typique est différenciée dans certains cas (N. diversicolor et N. pelagica) où les faisceaux musculaires longitudinaux sont présents.

C - PARTICULARITES MORPHOGENETIQUES

1 - Position et orientation des parapodes néoformés dans les régénérats "partiellement innervés"

Nous avons observé précédemment (chapitre I) que des parapodes peuvent apparaître en nombre limité (1, 2 ou 3) à la base des régénérats édifiés en l'absence de chaîne nerveuse (fig. 7). Des infiltrations de cordons nerveux venant de la souche constituent par régénération les nerfs et les ganglions pédieux de ces parapodes régénérés. Les parapodes différenciés dans ces conditions se distinguent de ceux apparaissant dans les régénérats normaux par leur implantation et leur orientation particulière (COMBAZ et BOILLY, 1971) : en effet, ils sont toujours disposés ventralement soit sur le régénérat lui-même dans un plan sagittal passant par l'axe médian du corps ou dans un plan oblique (fig. 7 a et b), soit à la limite souche - régénérat dans un plan subtransversal (fig. 7 c, d, e et f) le cirre dorsal toujours dirigé vers l'apex du régénérat ; par contre, les parapodes des régénérats témoins sont disposés latéralement dans un plan transversal et leur polarité dorso-ventrale est conforme à celle de l'animal.

Si l'on considère les conditions du déclenchement de la morphogenèse parapodiale surnuméraire (BOILLY-MARER, 1971 a et 1971 b), on doit admettre, compte tenu de la position et de l'orientation des parapodes néoformés sur des régénérats "partiellement innervés", que les zones situées de part et d'autre de ces parapodes ne sont pas de même nature, bien que faisant partie de la même face ventrale. La zone située dans le prolongement de l'extrémité dorsale du parapode serait de nature "dorsale", la limite entre ces deux régions étant perpendiculaire au plan dans lequel est disposé le parapode.

La face ventrale des régénérats édifiés en l'absence de chaîne nerveuse n'aurait donc pas toujours la même valeur et, suivant les cas pourrait comprendre à la fois une zone de nature "dorsale" (la plus distale) et une zone de nature "ventrale" (la plus proximale) (fig. 14 a) ou serait uniquement de nature "dorsale" (fig. 14 b). Cette interprétation permet de rendre compte des particularités de la régénération parapodiale des régénérats "partiellement innervés". Dans le premier cas, les parapodes seraient disposés sur une ligne courbe s'avancant plus ou moins en direction de l'extrémité du régénérat (fig. 14 a) dans le second cas, ils seraient situés au niveau de la jonction entre la souche et le régénérat (fig. 14 b).

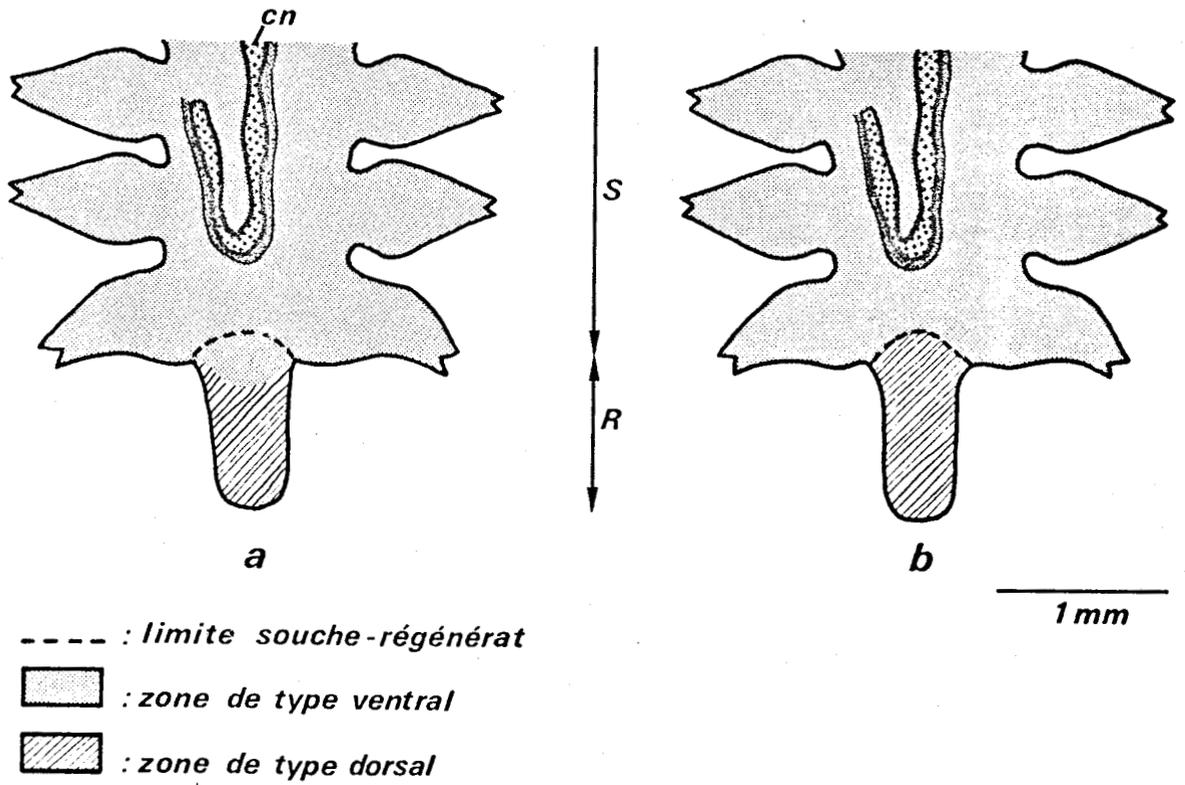


Figure 14 - Régénération postérieure en l'absence de chaîne nerveuse chez Nereis.
 Schéma relatif à l'interprétation de la qualité de la face ventrale
 des régénérats partiellement innervés.
 cn : chaîne nerveuse ; R : régénérat ; S : souche.



2 - Présence d'un anneau complet de papilles pygidiales sur les régénérats "aneurogéniques" d'Heteronereis chez N. pelagica

Au cours de l'hétéronéréidation, les Nereis différencient sur les faces dorsale et latérales du pygidium des formations tubulaires (= papilles pygidiales) impliquées dans l'évacuation du sperme au cours de la danse nuptiale (caractère sexuel somatique mâle). Corrélativement à la différenciation des papilles, la musculature hétéronéréidienne du dissépiment pygidial constitue un ensemble de logettes disposées régulièrement autour du tube digestif au niveau des faces dorsale et latérales (BOILLY-MARER, 1971 c).

Nous avons, en collaboration avec BOILLY-MARER (1972), provoqué l'épitoquie (par ablation du cerveau) chez des Nereis possédant un régénérat "aneurogénique". Dans tous les cas, des papilles se différencient dans un délai normal de 28 jours sur le pygidium du régénérat. Elles apparaissent toujours, non seulement sur les faces dorsale et latérales, mais également sur la face ventrale ; elles constituent une couronne complète autour de l'anus (fig. 15 b) alors que chez les témoins il n'existe pas de papilles sur la face ventrale du pygidium c'est-à-dire entre les deux cirres anaux (fig. 15 a). Corrélativement des logettes musculaires se différencient tout autour du tube digestif.

Il apparaît donc que la face ventrale du pygidium "aneurogénique" se comporte au cours de l'hétéronéréidation de la même manière que la face dorsale.

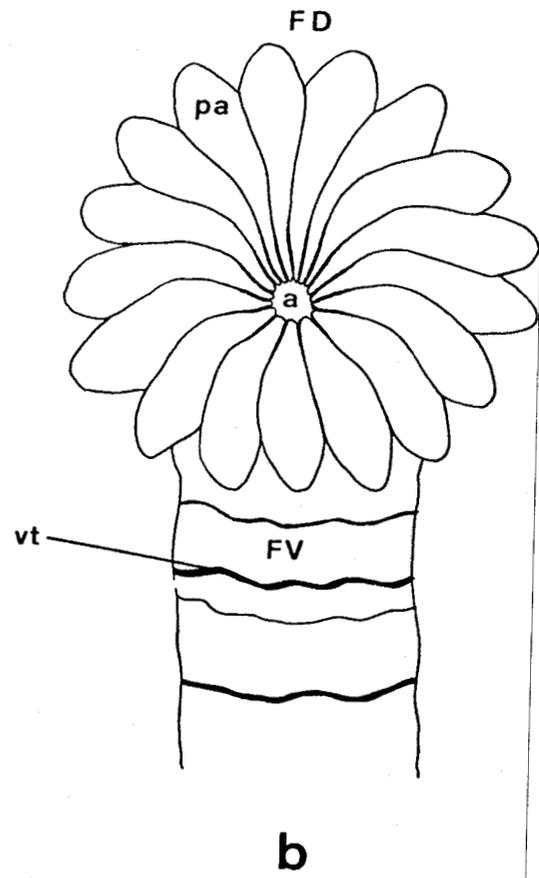
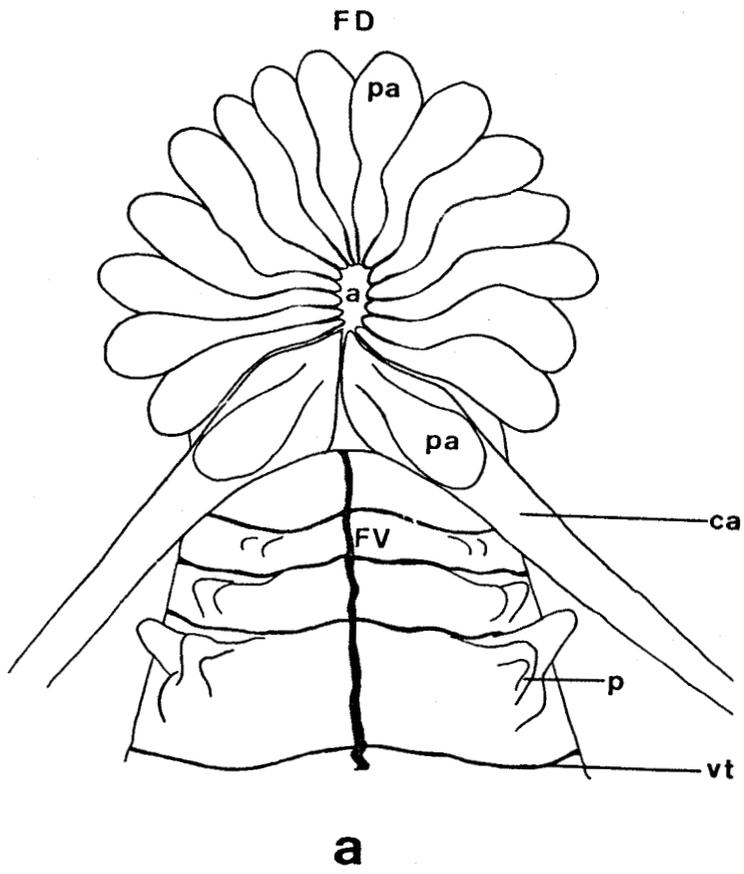
II - RESULTATS EXPERIMENTAUX

Nous venons de constater que la face ventrale des régénérats "aneurogéniques" présentent certains caractères de la face dorsale et réagit sur le plan morphogénétique comme une face dorsale. Afin de préciser la nature des faces dorsale et ventrale de ces régénérats et de déterminer le rôle de la chaîne nerveuse dans l'expression des caractères "ventraux", nous avons procédé à deux types d'expériences.

Dans le premier type, nous avons, en collaboration avec BOILLY-MARER, tenté d'induire la formation de parapodes surnuméraires par greffe de paroi de corps de régénérat sur la face ventrale d'une Nereis normale. Compte tenu des conclusions de BOILLY-MARER (1971 a et 1971 b) relatives à l'induction de parapodes surnuméraires, on peut espérer pouvoir déterminer la nature de la

Figure 15 - Régénération caudale chez N. pelagica. Répartition des papilles anales sur les pygidiums normal (a) et "aneurogénique" (b) d'Heteronereis.

a : anus ; ca : cirre anal ; FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; p : parapode ; pa : papille ; vt : vaisseau sanguin transversal.



face de régénérat greffée en considérant le comportement morphogénétique de l'association greffon - porte-greffe dans des conditions d'innervation données.

Dans le deuxième type d'expériences, nous avons essayé d'apprécier directement le rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation d'un territoire de type ventral, en étudiant la régénération caudale de Nereis après déviation ou greffe de chaîne nerveuse sous la face dorsale des derniers segments de la souche précédant le front de section.

Nous envisagerons successivement chacune de ces deux expériences, puis nous relaterons dans un troisième point le cas particulier de la morphogénèse de deux parapodes supplémentaires sur la face ventrale d'un segment "dénervé".

A - RECHERCHE DE LA QUALITE DES FACES DORSALE ET VENTRALE DES REGENERATS "ANEUROGENIQUES" ET "PARTIELLEMENT INNERVES"

1 - Technique opératoire

L'opération, réalisée chez N. pelagica et P. cultrifera, consiste à greffer la paroi de corps dorsale ou ventrale d'un régénérat "aneurogénique" ou "partiellement innervé" (dans ce cas seule la zone dépourvue de parapodes est prélevée) sur la face ventrale d'une jeune Nereis de l'espèce correspondante et sur le trajet d'un nerf pédieux.

Les greffons sont obtenus en séparant les faces opposées du régénérat par une incision longitudinale de chaque côté de celui-ci, suivie d'une section transversale à sa base ; dans certains cas, en raison du diamètre particulièrement faible du régénérat (200 à 400 μ chez N. pelagica), l'incision n'est pratiquée que d'un seul côté. Les greffons sont donc de 3 types : ils sont formés soit uniquement de la paroi dorsale, soit uniquement de la paroi ventrale, soit encore l'ensemble des deux parois du régénérat. Chaque greffon de 400 à 1000 μ de longueur sur 300 à 400 μ (N. pelagica) ou 600 μ (P. cultrifera) de largeur est ensuite placé à mi-distance entre la chaîne nerveuse et les parapodes du porte-greffe et maintenu au tégument du porte-greffe à l'aide d'agrafes ; la polarité antéro-postérieure du greffon est conforme à celle du porte-greffe.

Les observations ont été poursuivies jusqu'à 6 mois 1/2 après la greffe.

2 - Résultats

19 greffes ont été réalisées :

- 8 de secteur ventral (7 chez N. pelagica et 1 chez P. cultrifera)
- 8 de secteur dorsal (7 chez N. pelagica et 1 chez P. cultrifera)
- 3 de l'ensemble formé par les deux secteurs du régénérat (N. pelagica).

Dans la majorité des cas (17 sur 19), le greffon s'est détaché du porte-greffe dans les quelques jours suivant l'opération. Dans les deux seuls cas où le greffon est resté en place, une morphogenèse parapodiale s'est développée sur la face ventrale du porte-greffe, sur le trajet du nerf pédieux, à proximité de la zone de contact entre la paroi du greffon et celle du porte-greffe. Nous étudierons chacun de ces deux cas.

1er cas - Le greffon est constitué par la face dorsale d'un régénérat "partiellement innervé" de P. cultrifera mesurant 1000 μ de long sur 600 μ de large.

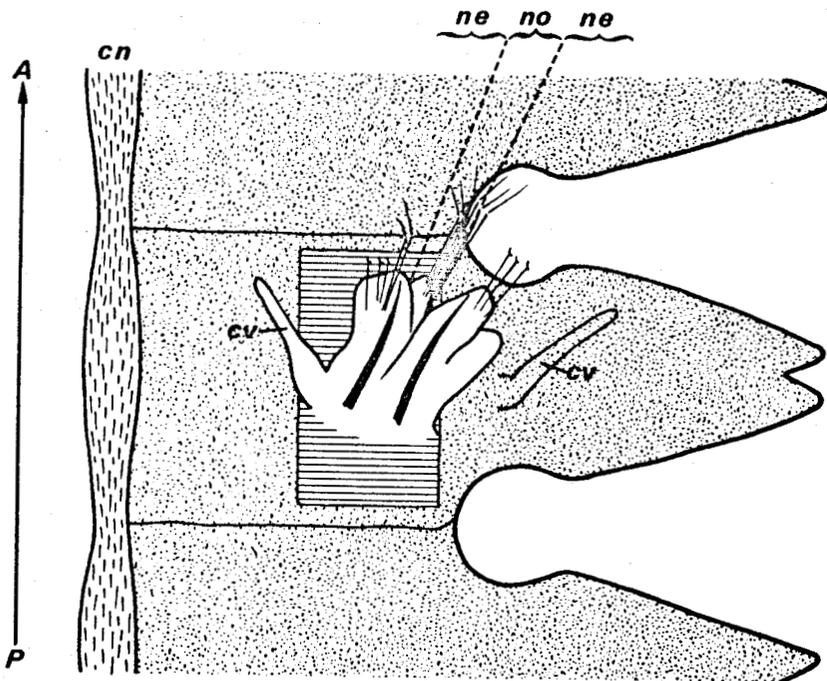
Une néoformation parapodiale unique apparaît ventro-latéralement, 1 mois après l'opération, à la base du parapode du porte-greffe (fig. 16 a). Elle est située perpendiculairement aux zones de contact entre greffon et porte-greffe dans un plan transversal passant par les parapodes du porte-greffe. La néoformation est composée de deux parapodes incomplets soudés sur leur face dorsale. Elle comprend : un neuropode portant un cirre ventral dirigé vers la chaîne nerveuse de l'animal, un acicule et des soies caractéristiques, un lobe central portant des soies de type notopodial, et enfin une rame ventrale contiguë au cirre ventral du porte-greffe et possédant un acicule et des soies de type neuropodial mais dépourvue de cirre.

2ème cas - Le greffon (de 400 μ de longueur sur 400 μ de largeur) est constitué par l'ensemble des deux faces d'un régénérat "aneurogénique" de N. pelagica ; la face dorsale du greffon est située près de la chaîne nerveuse du porte-greffe.

Une formation parapodiale surnuméraire apparaît ventro-latéralement à proximité du greffon, 1 mois 1/2 après l'opération (fig. 16 b). L'aspect et la composition (4 acicules et 4 cirres en particulier) de la néoformation parapodiale permettent de considérer qu'elle est constituée de deux parapodes soudés sur leur face latérale mais dont on ne peut cependant pas déterminer l'orientation. Elle est située dans un plan oblique à proximité de la limite face ventrale de l'implant - face ventrale du porte-greffe ; toutefois, la

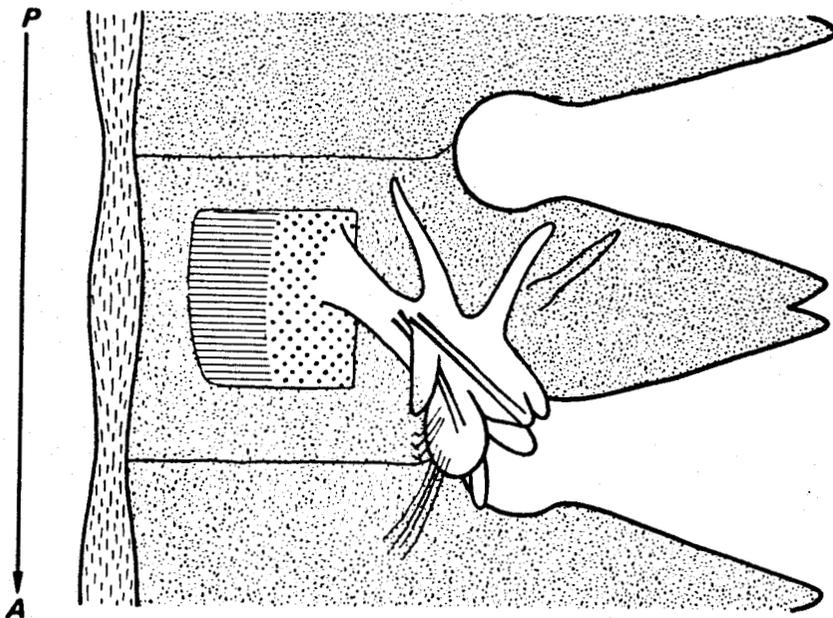
Figure 16 - Néof ormation de parapodes supplémentaires après greffe de la moitié dorsale d'un régénérat "partiellement innervé" chez P. cultrifera (a) et après greffe de l'ensemble des deux faces d'un régénérat "aneurogénique" chez N. pelagica (b).

↑^A
|_P : axe antéro-postérieur du porte-greffe. cn : chaîne nerveuse ; cv : cirre ventral ; ne : neuropode ; no : notopode.



1000 μ

a



500 μ

b

-  : face ventrale du porte-greffe
-  : greffon d'origine dorsale
-  : greffon d'origine ventrale
-  : néoformation parapodiale



perte rapide de la pigmentation de la face dorsale du greffon et la petite taille de celui-ci empêchent de localiser avec certitude le greffon.

3 - Discussion

Etant donné qu'une morphogenèse parapodiale surnuméraire peut être induite après greffe d'une paroi de corps (dorsale ou ventrale) en position hétérotope (ventrale ou dorsale) (BOILLY-MARER, 1971 a), nos résultats relatifs au développement d'une formation parapodiale après greffe de paroi de corps de régénérat sur une Nereis normale (2 cas) permettent de considérer que la greffe crée une hétérogénéité tissulaire paroi de corps dorsale - paroi de corps ventrale.

Dans le 1er cas, le greffon représenté par la face dorsale d'un régénérat "partiellement innervé" réagit comme une paroi de corps dorsale normale ; en effet, au contact de la paroi ventrale du porte-greffe, il provoque l'induction de 2 parapodes surnuméraires.

Dans le 2ème cas, l'apparition d'une formation parapodiale du côté ventral du greffon suggère que la face ventrale du régénérat est de nature dorsale, puisqu'au contact de la face ventrale du porte-greffe, elle provoque la différenciation de parapodes surnuméraires. Toutefois, il convient de signaler que la localisation des deux parties du greffon (dorsale et ventrale) est difficile à préciser en raison de la perte de la pigmentation de la partie dorsale du greffon et des déplacements du greffon par rétraction par rapport au porte-greffe. Il importe donc dans la mesure du possible de multiplier les expériences afin d'étayer plus solidement ces résultats.

B - INDUCTION D'UNE DIFFERENCIATION DE TYPE "VENTRAL" SUR LA FACE DORSALE D'UN REGENERAT PAR DEVIATION OU GREFFE DE LA CHAINE NERVEUSE

1 - Technique opératoire

Les expériences sont conduites chez N. pelagica ; elles consistent à provoquer une régénération caudale en présence d'une ou plusieurs chaînes nerveuses déviées ou greffées en position dorsale, puis à sectionner la Nereis à un niveau où elle contient une chaîne nerveuse en position dorsale.

a) Déviatiion de la chaîne nerveuse dans la paroi dorsale du corps

Les Nereis sont "dénervées" vers les 2/3 postérieurs du corps sur une longueur de 6 à 8 segments selon le protocole opératoire habituel. La chaîne nerveuse mise à nu est sectionnée dans le segment "dénervé" le plus caudal, puis tirée en direction dorsale 1 à 2 segments en avant de la zone "dénervée" et retenue à ce niveau par une agrafe ; son extrémité est ensuite ramenée postérieurement dans la paroi dorsale du corps sur 3 à 4 segments de longueur. La chaîne nerveuse déviée est fixée sur tout son trajet dorsal à l'aide d'agrafes (fig. 17 a).

b) Implantation de chaîne nerveuse dans la paroi dorsale du corps

Un ou deux fragments de chaîne nerveuse d'une longueur de 4 à 9 segments sont introduits dans le coelome d'une Nereis parallèlement à l'axe antéro-postérieur selon une polarité antéro-postérieure conforme à celle du porte-greffe. L'implant de chaîne nerveuse est réalisé le plus près possible du vaisseau sanguin dorsal ; la chaîne nerveuse greffée est maintenue sur tout son trajet par des agrafes et chacune de ses deux extrémités est amenée à l'extérieur par des fentes pratiquées dans la paroi du corps (fig. 17b)

Les Nereis sont amputées au niveau de l'intersegment le plus caudal possédant une chaîne nerveuse dorsale ; la section est pratiquée soit 15 jours (déviatiion de la chaîne^{nerveuse}), soit 1 mois à 1 mois 1/2 (greffe de chaîne nerveuse) après l'amputation. Elles ont été observées jusqu'à 5 mois après l'amputation.

2 - Résultats

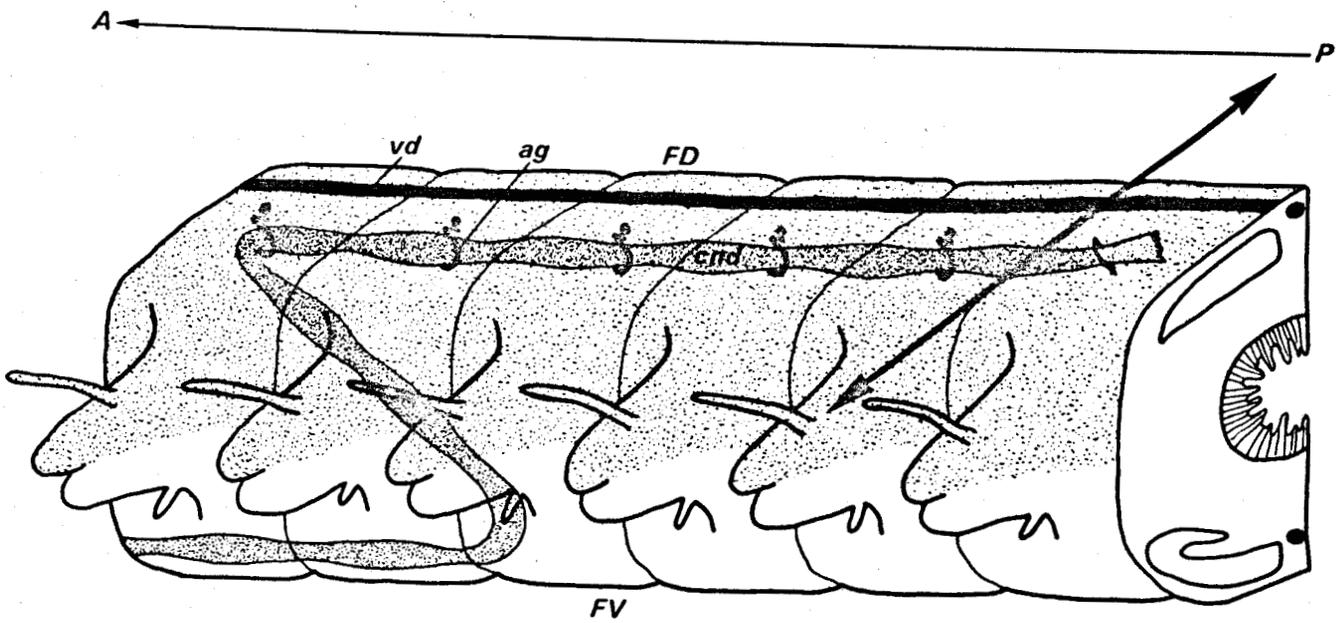
a) Régénération caudale après déviatiion de la chaîne nerveuse dans la paroi dorsale du corps (tableau 12)

Pratiquement toutes les Nereis subissent une autotomie soit dans la zone opérée, soit devant celle-ci. Nous ne retiendrons dans nos résultats que les individus chez lesquels le plan d'autotomie est situé dans un segment possédant une chaîne nerveuse dorsale (24 sur 68).

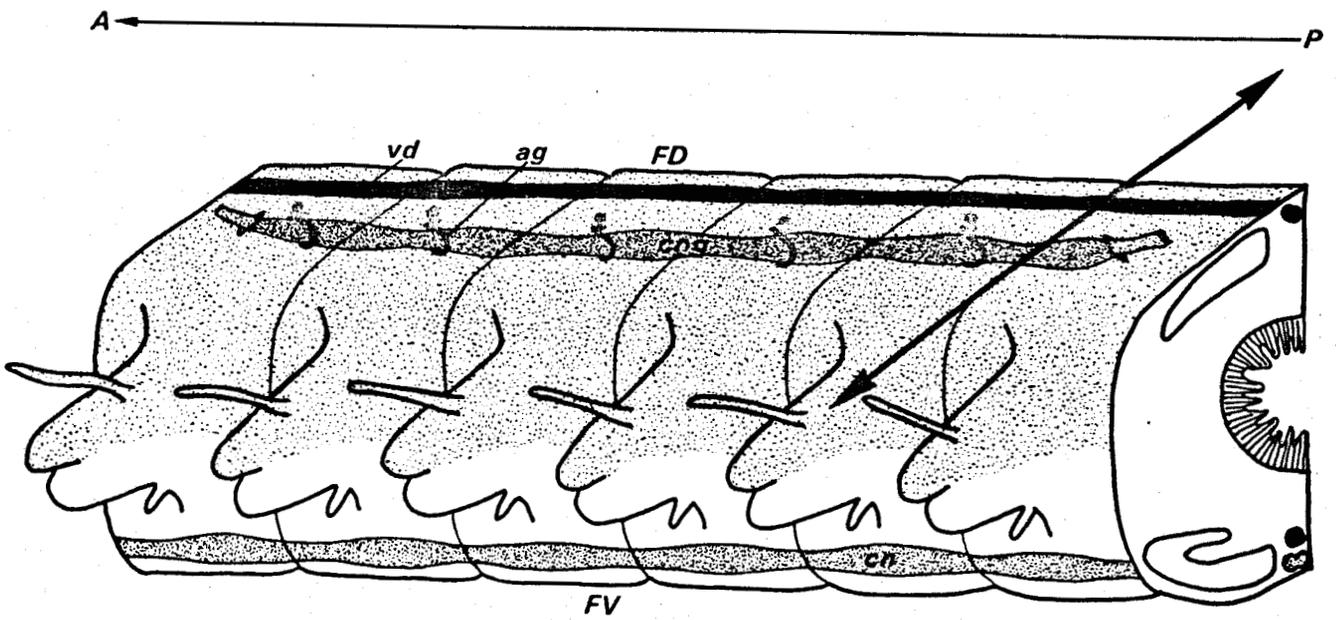
Les régénérats obtenus dans ces conditions sont normaux ou anormaux, mais dans tous les cas leur face dorsale est identique à celle des régénérats témoins.

Figure 17 - Régénération caudale chez N. pelagica en présence d'une chaîne nerveuse dorsale. Schéma opératoire de la déviation (a) et de l'implantation de chaîne nerveuse en position dorsale (b). Le segment (←→) indique le niveau d'amputation.

↑^A
|_P : axe antéro-postérieur de l'animal ; ag : agrafe en argent ; cn : chaîne nerveuse ; cnd : chaîne nerveuse déviée ; cng : chaîne nerveuse greffée ; FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; vd : vaisseau sanguin dorsal.



a



b



Nombre d'individus				Régénération		
	: subissant une	:	:	:	:	:
opérés	: autotomie anté-	:	morts	:	:	:
	: rieuse à la	:	en cours	: restant	: normale	: anormale
	: zone opérée	:	d'expérience	:	:	:
68	34	10	24	2	22	

Tableau 12 - Régénération caudale après déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi dorsale du corps chez N. pelagica.

Régénération normale - Elle concerne 2 individus chez lesquels le plan d'autotomie est situé au niveau de la partie coudée de la chaîne nerveuse déviée, de telle sorte que celle-ci régénère normalement en position ventrale.

Régénération anormale - Elle concerne la majorité des Nereis restant en expérience (22 sur 24). Le plan d'autotomie passe alors dans un segment sans chaîne nerveuse ventrale, mais présentant une chaîne nerveuse dorsale. Les régénérats obtenus sont incomplets, analogues à ceux observés après ablation de la chaîne nerveuse ventrale, de type "aneurogénique" (11 cas) ou "partiellement innervé" (11 cas).

Sur le plan histologique, les régénérats normaux et anormaux (incomplets) sont semblables à ceux décrits précédemment bien que la chaîne nerveuse greffée soit le plus souvent présente dans la paroi dorsale de la souche. L'extrémité sectionnée de la chaîne nerveuse greffée, située généralement à proximité du front de section, ne régénère pourtant jamais en direction caudale : elle est soit libre dans la cavité coelomique, soit incluse dans la musculature dorsale où elle régénère des cordons nerveux sous le tégument, soit encore sous l'épiderme dorsal provoquant dans certains cas une évagination de celui-ci, tapissée intérieurement par des fibres musculaires.

b) Régénération caudale après implantation d'un ou deux fragments de chaîne nerveuse en position dorsale (tableau 13)

Nombre d'individus				Régénération		
-----				-----		
opérés	: subissant une autotomie antérieure à la zone opérée	: morts en cours d'expérience	: restant	: normale	: anormale	
-----				-----		
35	6	8	21	21	0	

Tableau 13 - Régénération caudale après implantation d'un ou deux fragments de chaîne nerveuse en position dorsale chez N. pelagica.

Les Nereis restant en expérience régénèrent toujours normalement et se comportent comme les témoins. Toutefois, l'un des individus opérés a différencié une néoformation parapodiale sur la face dorsale du premier segment du régénérat ; il s'agit d'une Nereis ayant reçu deux chaînes nerveuses sur le côté droit de sa face dorsale. Dans ce dernier cas, un parapode, puis deux sont apparus respectivement 1 mois 1/2 et 2 mois après l'amputation dans le prolongement des chaînes nerveuses greffées. Les parapodes supplémentaires sont disposés dans un plan transversal passant par les parapodes du premier segment régénéré et accolés par leur face ventrale ; la face dorsale de l'un est située en regard du vaisseau sanguin dorsal et celle de l'autre en regard du cirre dorsal du parapode droit du segment considéré. Ces deux néoformations présentent une structure parapodiale normale et seul le cirre dorsal du parapode le plus proche du vaisseau dorsal est absent (fig. 18 a). Chez cet individu, aucune autre néoformation ne s'est développée en arrière des parapodes surnuméraires pendant toute la durée de l'expérience (5 mois après l'amputation).

L'étude histologique du sujet ayant régénéré deux parapodes supplémentaires montre qu'une seule des deux chaînes nerveuses greffées régénère en direction caudale dans le régénérat ; l'autre, légèrement rétractée en avant, est absente du front de section. L'extrémité de la chaîne nerveuse présente au niveau du plan d'amputation est située sous l'épiderme dorsal ; elle régénère deux cordons importants en direction caudale, différenciant chacun

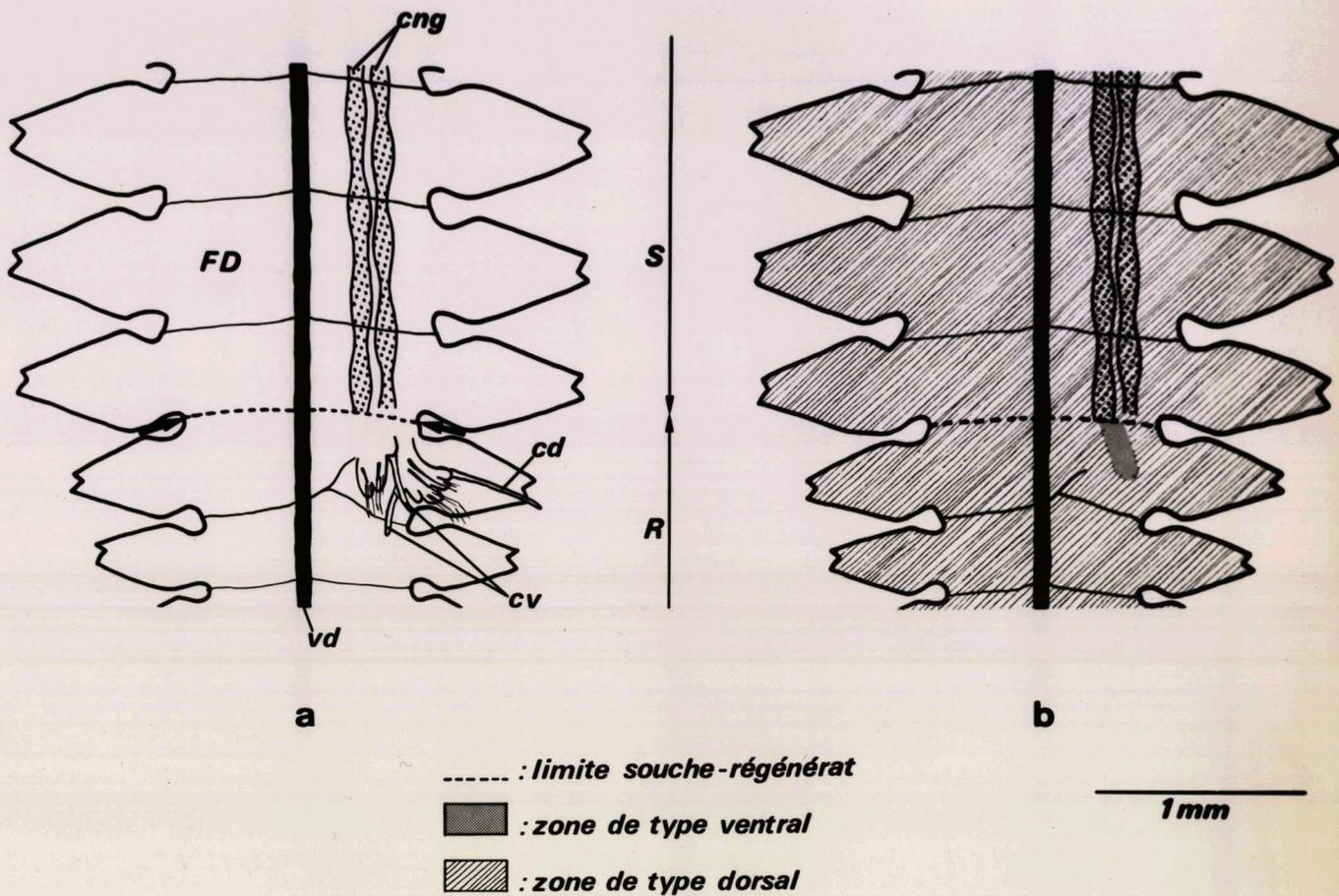


Figure 18 - Régénération postérieure en présence de 2 fragments de chaîne nerveuse greffés dorsalement chez *N. pelagica* (face dorsale). Néof ormation de 2 parapodes supplémentaires sur la face dorsale et à la base du régénérat.
 cd : cirre parapodial dorsal ; cng : chaînes nerveuses greffées ; cv : cirre parapodial ventral ; FD : face dorsale ; R : régénérat ; S : souche ; vd : vaisseau sanguin dorsal.

87
 1945

un ganglion situé à la base et dans la zone ventrale de chaque parapode surnuméraire (Pl. XII, fig. a et b). Ces cordons et ganglions nerveux constituent les nerfs et ganglions pédieux des parapodes édifiés dorsalement. En arrière des parapodes, aucun cordon nerveux n'a régénéré 5 mois après la section.

L'examen histologique des individus ne différenciant aucun appendice supplémentaire montre que l'extrémité de la chaîne nerveuse greffée n'est pas présente au niveau du front de section. Comme précédemment, elle se situe en avant du front d'amputation ; elle est placée soit dans la cavité coelomique, soit dans la musculature longitudinale dorsale où des cordons nerveux régénèrent en direction de l'épiderme sus-jacent, soit encore sous l'épiderme dorsal entre la membrane basale et les cellules épidermiques. Dans ce dernier cas, l'épiderme peut conserver un aspect normal (Pl. XII, fig. c) ou bien présenter une évagination revêtue intérieurement de fibres musculaires, dans laquelle pénètrent^{nt} des cordons nerveux (Pl. XII, fig. d).

3 - Discussion

Les résultats obtenus montrent que la présence d'une chaîne nerveuse en position dorsale au niveau du front de section peut induire la différenciation de deux parapodes sur la face dorsale d'un régénérat normal. Compte tenu des conditions du déclenchement de la morphogenèse parapodiale (BOILLY-MARER, 1971 a et 1971 b) et de la polarité des parapodes néoformés, on peut considérer qu'il existe sur la face dorsale du régénérat une zone de qualité "ventrale" en regard de la chaîne nerveuse greffée. Cette zone ventrale serait enclavée dans un territoire dorsal (fig. 18 b) ; il semble donc que chez *Nereis*, le mécanisme de différenciation ventrale d'un territoire soit, au cours de la régénération, directement lié à la présence du système nerveux régénéré à ce niveau et ceci même lorsque le territoire souche correspondant est de nature dorsale. Toutefois, il convient de remarquer que la différenciation d'un territoire "ventral" sur la face dorsale d'un régénérat est toujours limitée. Le comportement de la chaîne nerveuse greffée permet d'expliquer ce fait. La chaîne nerveuse déviée ou greffée dorsalement ne régénère en effet jamais de chaîne ganglionnaire, mais seulement, dans les conditions les plus favorables, des cordons et ganglions nerveux en relation avec les parapodes surnuméraires. On observe d'ailleurs le même phénomène après déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi latérale du corps (chapitre II) ; dans ce cas les cordons nerveux, issus de l'extrémité de la chaîne nerveuse déviée, constituent les nerfs et ganglions pédieux des parapodes induits. Toutefois, il importe de signaler que le plus souvent la chaîne

nerveuse ne régénère même pas jusqu'au niveau du front de section. Il est vraisemblable que l'absence de régénération de la chaîne nerveuse après greffe sur la face dorsale ne dépende pas de la nature du territoire dans lequel est effectuée la greffe ; en effet, une chaîne nerveuse greffée sur la face ventrale se comporte comme après greffe sur la face dorsale. Il est donc possible que ce soient plutôt les conditions mêmes dans lesquelles le tissu nerveux est implanté et notamment l'absence de contact intime avec le tégument qui perturbe la régénération de la chaîne nerveuse.

C - NEOFORMATION DE DEUX PARAPODES SURNUMERAIRES SUR L'AXE MEDIO-VENTRAL D'UN SEGMENT "DENERVE"

1 - Description

Chez une N. diversicolor "dénervée" sur 2 segments ayant édifié un régénérat caudal "aneurogénique", deux parapodes surnuméraires médio-ventraux de structure normale, sont apparus dans le segment "dénervé" précédant la surface de section, 1 mois après l'ablation de la chaîne nerveuse. Les parapodes néoformés sont symétriques par rapport à l'axe antéro-postérieur de l'animal et accolés par leur face dorsale (fig. 19 a). Ils sont implantés dans un plan transversal passant à proximité du dissépinement séparant l'avant dernier du dernier segment. Leurs cirres dorsaux sont situés côte à côte sur l'axe médio-ventral de l'animal et leurs cirres ventraux dirigés vers les cirres ventraux des parapodes souche du segment considéré.

Le sujet, mort 1 mois 1/2 après la "dénervation", n'a pas pu être examiné sur coupes histologiques.

2 - Discussion

Compte tenu des conditions de mise en place d'une morphogénèse parapodiale supplémentaire (BOILLY-MARER, 1971 a et 1971 b), l'édification de ces 2 parapodes surnuméraires peut être considérée comme résultant de l'existence d'une disharmonie tissulaire. Dans cette hypothèse, l'orientation des parapodes néoformés permet d'une part de confirmer le maintien de la qualité "ventrale" de la face ventrale du segment "dénervé" et suggère d'autre part qu'il existe, sur l'axe médio-ventral du segment souche contenant les 2 parapodes supplémentaires, une bande de paroi de qualité "dorsale" correspondant à la zone tégumentaire cicatrisée après ablation de la chaîne nerveuse. (Fig. 19b)

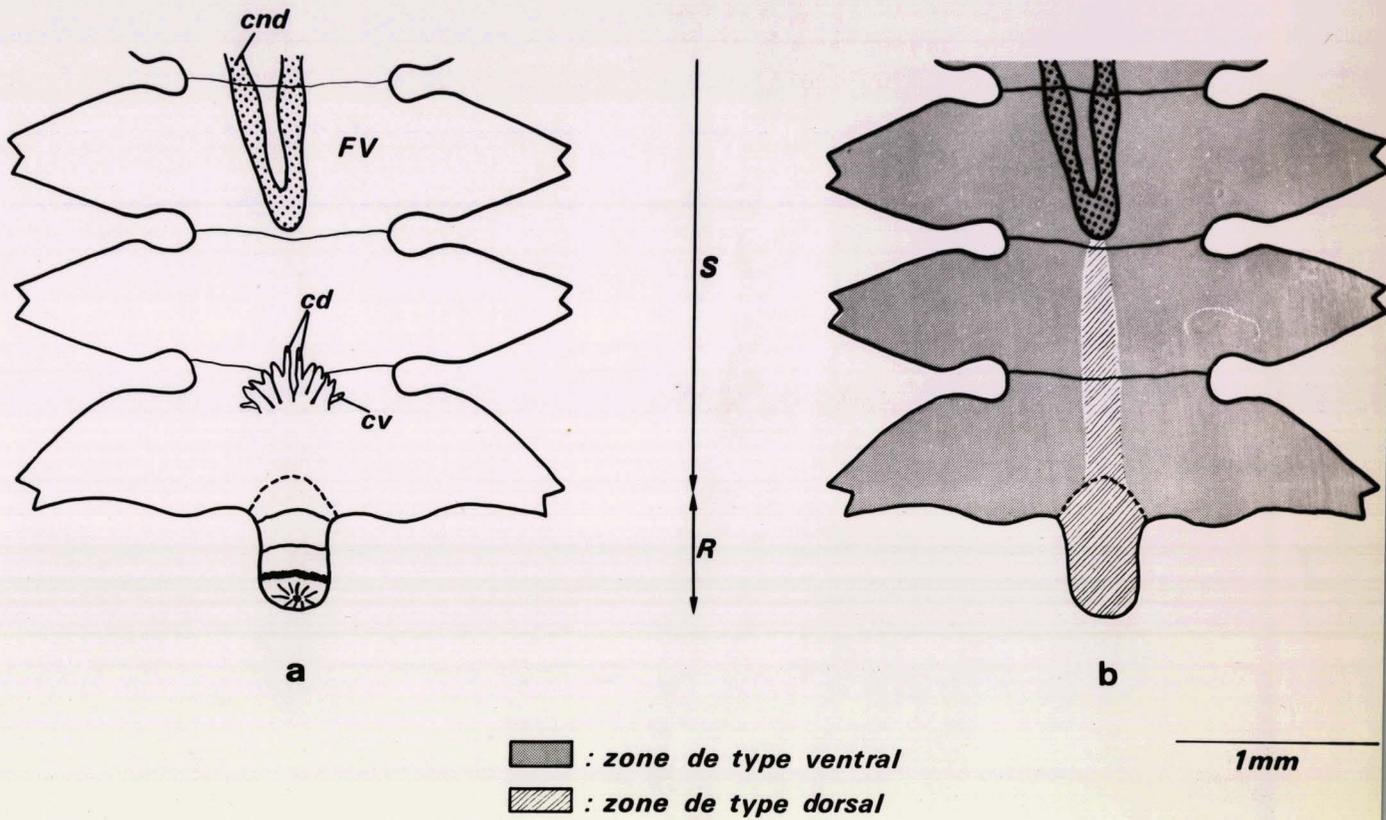


Figure 19 - Néofonctionnalisation de 2 parapodes surnuméraires sur la face ventrale (FV) d'un segment souche "dénervé" depuis 1 mois chez Nereis diversicolor.
 cd : cirres parapodiaux dorsaux ; cnd : chaîne nerveuse déviée ; cv : cirre parapodial ventral ;
 R : régénérat ; S : souche.

On peut penser en effet que le tissu cicatriciel régénéré en l'absence de chaîne nerveuse, à partir du tégument ventral bordant la plaie, n'acquiert pas la qualité ventrale des tissus dont il dérive par défaut d'innervation, de la même façon que la face ventrale des régénérats "aneurogéniques". Il convient cependant de remarquer que nous avons obtenu jusqu'à présent un seul cas de néoformations parapodiales ventrales après "dénervation" bien que nous ayons effectué un très grand nombre de "dénervations". Il est possible dans ce cas que la cicatrisation de la plaie ventrale, au niveau où sont apparus les parapodes surnuméraires, résulte d'une régénération à partir des tissus avoisinants impliquant donc une prolifération cellulaire, alors que dans tous les autres cas la fermeture de la plaie est réalisée par apposition et soudure des bords de celle-ci. Nous avons tenté de vérifier cette hypothèse en pratiquant une plaie ventrale importante ; malheureusement dans tous les cas l'ablation d'un volet de tégument médio-ventral de grande taille entraîne l'autotomie de l'animal dans la zone opérée.

III - DISCUSSION - CONCLUSION

Les observations et les résultats expérimentaux relatifs à la nature de la face ventrale des régénérats obtenus chez Nereis en l'absence de chaîne nerveuse démontrent la qualité "dorsale" de cette face, au moins dans sa partie apicale (cas des régénérats "partiellement innervés") ; de plus, ils confirment la nature dorsale de la face dorsale édifiée en l'absence de chaîne nerveuse.

Compte tenu de ces résultats, les régénérats "aneurogéniques" apparaissent comme étant dépourvus de polarité dorso-ventrale. Dans ces conditions, on peut donc considérer que la chaîne nerveuse intervient dans la différenciation de structure "ventrale" et qu'en son absence la différenciation s'effectue dans le sens "dorsal". L'ensemble de nos résultats montre en effet que quelle que soit la position d'un territoire, celui-ci pourra être plus ou moins "dorsalisé" ou "ventralisé" selon que le tissu nerveux (chaîne nerveuse et système nerveux parapodial) est absent ou présent dans ce territoire et à condition que celui-ci soit entraîné dans un processus de régénération. C'est ainsi qu'un régénérat "aneurogénique" est uniformément dorsal sur toutes ses faces et donc dépourvu de parapodes, alors qu'un régénérat "partiellement innervé" à sa base présente, à ce niveau, une zone ventrale en relation avec son innervation, permettant l'édification de parapode (s) par l'existence d'une discontinuité tissulaire (dorso-ventrale) et la présence à ce niveau du système nerveux pédieux. Cette conception permet d'expliquer en outre, la

néoformation de parapodes sur la face ventrale après ablation de la chaîne nerveuse et inversement, la différenciation de parapodes sur la face dorsale après déviation de la chaîne nerveuse à ce niveau. Ce dernier résultat est en accord avec les observations de certains auteurs ayant effectué des greffes ou des déviations de chaîne nerveuse dans la paroi latérale (OKADA et KAWAKAMI, 1943) ou dorsale (OKADA et Coll., 1943 et 1944) chez Eisenia foetida. Ces auteurs constatent en effet que la face ventrale du régénérat induit est toujours celle dans laquelle la chaîne nerveuse régénère et la face dorsale la face opposée. Toutefois, il importe de signaler qu'aucune observation n'a été faite par ces auteurs en ce qui concerne le rôle de la chaîne nerveuse dans l'organisation d'un régénérat céphalique ; en effet, dans ce cas la régénération est impossible en l'absence de chaîne nerveuse. D'autre part, bien que chez E. foetida le tégument néoformé provienne point par point du tégument de la souche (AVEL, 1950), il semble que la différenciation dorso-ventrale n'est pas transmise directement de la souche au régénérat ; en effet, AVEL (1942) a pu montrer qu'une "base n'offrant aucun des caractères structuraux d'une section transversale" et dépourvue en particulier de polarité dorso-ventrale, est capable d'assurer l'édification d'un régénérat "normal" ; ce même auteur (AVEL, 1937) a constaté, en outre, qu'une base dont la polarité dorso-ventrale du tégument est inversée par rapport aux organes internes (tube digestif et chaîne nerveuse) permet la mise en place d'un régénérat céphalique présentant une polarité dorso-ventrale inverse de celle du tégument de la souche dans la moitié des cas.

Ainsi, il semble, bien qu'il existe une relation de filiation cellulaire entre la souche et le régénérat, que la différenciation dorso-ventrale des régénérats soit chez Nereis et Eisenia sous le contrôle de la chaîne nerveuse seule et échappe à celui de la souche ; en effet, en l'absence de chaîne nerveuse, seul le caractère "dorsal" est exprimé. D'autre part, nos résultats montrent que le caractère "dorsal" ou "ventral" d'une paroi de corps n'est jamais définitivement acquis par celle-ci mais peut être remis en question au cours de la régénération suivant les conditions d'innervation. Il apparaît en effet que le passage d'un type de différenciation à un autre (dorsal en ventral ou vice-versa) ne peut se manifester qu'au cours d'un processus de régénération ; c'est ainsi que la "dénervation" d'une face ventrale n'entraîne pas la "dorsalisation" de celle-ci, de même la déviation d'une chaîne nerveuse sur la face dorsale ne provoque pas sa "ventralisation".

CHAPITRE IV

ROLE DE LA CHAÎNE NERVEUSE DANS L'ÉTABLISSEMENT DU GRADIENT DE DIFFÉRENCIATION ANTERO-POSTÉRIEUR DU RÉGÉNÉRAT

Nous nous proposons dans cette étude d'apprécier dans un premier temps les relations entre les potentialités régénératrices le long de l'axe antéro-postérieur d'une Nereis normale et le degré de différenciation du secteur amputé. Dans un deuxième temps nous analyserons les potentialités régénératrices des régénérats "aneurogéniques".

Nous rappellerons d'abord les caractères morphologiques et anatomiques des régénérats "aneurogéniques" relatifs à leur différenciation antéro-postérieure, puis nous exposerons les résultats de nos expériences.

I - CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES ET ANATOMIQUES DES RÉGÉNÉRATS "ANEUROGÉNIQUES"

Le régénérat "aneurogénique" présente un faible degré de différenciation longitudinale contrairement au régénérat normalement innervé, et d'autre part il apparaît peu différencié sur le plan histologique. En effet, on observe sur toute sa longueur une uniformité morphologique et anatomique ; tous les segments ont pratiquement la même taille alors que ceux du régénérat témoin augmentent progressivement de taille de l'apex à la base de celui-ci. De plus, la pigmentation blanchâtre typiquement dorsale apparaît uniformément répartie sur toute la longueur du régénérat dans certains cas (P. cultrifera : fig. 13) ; d'autre part, le régénérat "aneurogénique" présente une différenciation musculaire incomplète sur toute sa longueur ; en particulier, la musculature longitudinale ventrale est toujours absente et la musculature longitudinale dorsale n'est que faiblement représentée par rapport à celle des régénérats témoins ou même totalement absente dans certains cas (P. cultrifera).

II - ÉTUDE EXPERIMENTALE

A - POTENTIALITÉS RÉGÉNÉRATRICES CAUDALES DES NEREIS NORMALES LE LONG DE L'AXE ANTERO-POSTÉRIEUR

1 - Technique opératoire

L'expérience est conduite chez N. pelagica en raison de la régularité avec laquelle elle régénère postérieurement. Nous avons amputé la Nereis à différents niveaux du corps ; les individus opérés sont répartis en 7 séries.

- Série 1 - Les Nereis sont sectionnées devant le pygidium au niveau du vaisseau sanguin anal.

- Série 2 - Les Nereis sont sectionnées dans la zone de prolifération, entre le pygidium et le dernier segment du corps.

- Série 3 - Les Nereis sont sectionnées dans le dernier segment du corps.

- Série 4 - Les Nereis sont sectionnées entre le 10ème et le 11ème dernier segment postérieur.

- Série 5 - Les Nereis sont sectionnées dans les 2/3 postérieurs de l'animal ; l'amputation laisse environ 35 à 40 segments antérieurs.

- Série 6 - Les Nereis sont sectionnées en leur milieu ; l'amputation laisse environ 28 à 35 segments antérieurs.

- Série 7 - Les Nereis sont sectionnées dans le 1/3 antérieur ; l'amputation laisse 16 à 24 segments antérieurs.

2 - Résultats (tableau 14)

La régénération pygidiale s'effectue dans tous les cas et pratiquement dans les mêmes délais (8 à 15 jours après la section) quel que soit le niveau de l'amputation. Par contre, la régénération de métamères n'est obtenue que lorsque l'amputation est pratiquée dans une zone relativement différenciée après ablation d'un certain nombre de segments ; dans ce cas, le nombre de segments régénérés est d'autant plus important que le niveau de section est plus antérieur.

Il apparaît donc que les potentialités régénératrices s'expriment selon un gradient antéro-postérieur à l'exception toutefois de la zone tout à fait caudale de la Nereis où la régénération se limite à la restitution du pygidium.

série expérimentale	Temps en :								
	9	14	22	28	35	42	49	60	71
1	py	py	py	py	py	py	py	py	py
2	py	py	py	py	py	py	py	py	py
3	py	py	py	py	py	py	py	py	py
4	py	1,5 + 0,8 (13)	2,8 + 1,1 (13)	2,8 + 1,4 (13)	2,9 + 1,7 (10)	3,7 + 1,8 (9)	4,2 + 2,4 (8)	4,5 + 2,6 (6)	4,5 + 2,6 (6)
5	py	2 + 0,9 (12)	5,9 + 1,5 (12)	7 + 2,9 (10)	8,3 + 4 (9)	9,7 + 3,3 (9)	9,8 + 2,9 (9)	10,7 + 3,4 (9)	11,7 + 3,9 (8)
6	py	2,8 + 1,2 (12)	6 + 1,6 (11)	8,6 + 3,5 (11)	12,7 + 3,6 (8)	13,1 + 4,7 (7)	15,4 + 1,9 (5)	16,6 + 3,6 (5)	17 + 4,7 (4)
7	py	2 + 0,9 (12)	7,6 + 0,7 (10)	11,9 + 3,8 (10)	16,6 + 4,7 (9)	19 + 4,4 (8)	22,4 + 2,8 (7)	25 + 3,6 (6)	25,2 + 4,7 (6)

Tableau 14 - Potentialités régénératrices caudales chez N. pelagica le long de l'axe antéro-postérieur (en nombre de segments néoformés).

Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'individus observés. py : pygidium.



B - POTENTIALITES REGENERATRICES CAUDALES DES REGENERATS
"ANEUROGENIQUES" DE NEREIS

Les caractères morphologiques et histologiques des régénérats "aneurogéniques" (absence de différenciation longitudinale) posent le problème de l'existence d'un gradient de différenciation antéro-postérieur dans ce type de régénérat et celui du rôle de la chaîne nerveuse dans la mise en place de celui-ci. Afin d'apprécier l'état de différenciation des régénérats "aneurogéniques" le long de l'axe antéro-postérieur, nous avons analysé les potentialités régénératrices caudales de ces régénérats à différents niveaux (COMBAZ, 1972).

1 - Technique opératoire

L'expérience est réalisée chez N. diversicolor. Des régénérats "aneurogéniques" de 30 à 50 jours, mesurant 0,4 à 1,1 mm de long et possédant 2 à 7 segments sont amputés soit du pygidium, soit du pygidium et de 1, 2 ou 3 segments (fig. 20 A 1) ; dans ce cas, la section est pratiquée juste devant le vaisseau sanguin transversal précédant le segment amputé. Corrélativement, des régénérats normaux de même âge et comptant 5 à 12 segments sont amputés soit du pygidium, soit du pygidium et de 3, 4, 5 ou 7 segments (fig. 20 B 1).

Nous avons également réalisé l'amputation de trois régénérats édifiés en l'absence de chaîne nerveuse chez les 2 autres espèces étudiées : chez P. cultrifera, un régénérat "partiellement innervé" de 3 mois ayant 6 segments de longueur est amputé dans sa partie "aneurogénique" du pygidium et de 3 segments ; chez N. pelagica, deux régénérats "aneurogéniques" (un de 3 mois 1/2 et un de 2 mois 1/2) possédant 7 segments de longueur sont amputés du pygidium et de 4 segments.

Les observations ont été conduites jusqu'à 2 mois après l'amputation.

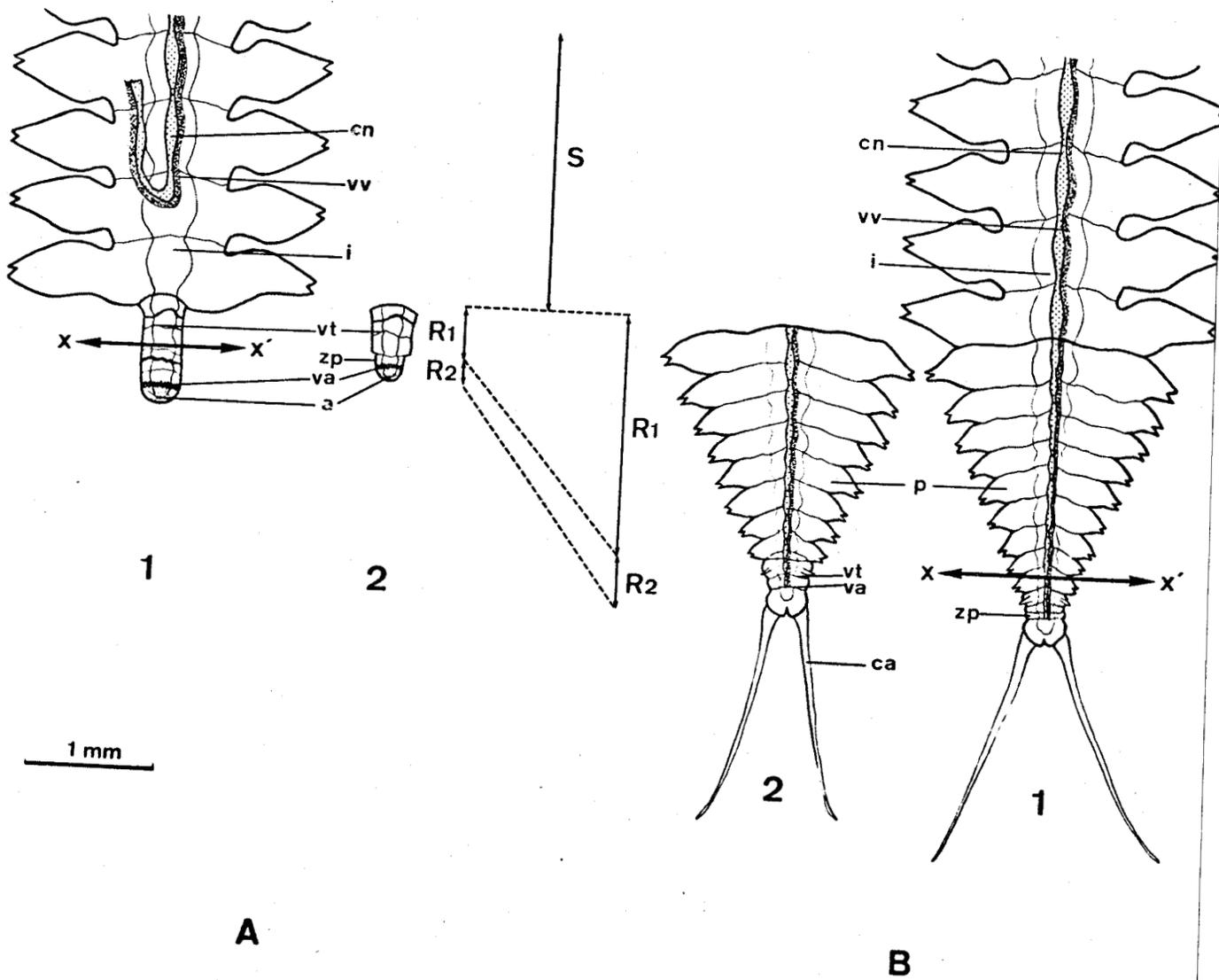
2 - Résultats

a) Régénération des régénérats "aneurogéniques"

Nous rapporterons d'abord les résultats obtenus chez N. diversicolor puis ceux relatifs aux deux autres espèces.

- Chez N. diversicolor (Tableau 15)

Figure 20 - Régénération postérieure des régénérats "aneurogénique" (A) et normal (B) chez Nereis diversicolor (1 : avant amputation ; 2 : 30 jours après amputation). La flèche $x \longleftrightarrow x'$ indique le niveau de section ; a : anus ; ca : cirre anal ; cn : chaîne nerveuse ; i : intestin ; p : parapode ; R_1 : souche du régénérat amputé ; R_2 : régénérat issu de R_1 ; S : souche ; va : vaisseau anal ; vt : vaisseau transversal ; vv : vaisseau ventral ; zp : zone de prolifération. Les Nereis sont représentées par leur face ventrale.



Type des régénérats amputés	Amputation du régénérat par ablation du	Nombre d'individus opérés	Régénération				
			Absente	Pygidium seul		Pygidium et 1 ou plusieurs segments	
				à l'état d'ébauche	pratiquement complet	sans parapode	avec parapode(s)
Régénérats "aneurogéniques"	Pygidium seul....	3	0	3	0	0	0
	Pygidium et d'un segment.....	17	4	8	5	0	0
	Pygidium et de 2 segments.....	7	0	4	3	0	0
	Pygidium et de 3 segments.....	2	0	2	0	0	0
		<u>29</u>	<u>4</u>	<u>17</u>	<u>8</u>	<u>0</u>	<u>0</u>
Régénérats normaux (témoins)	Pygidium seul....	3	0	0	0	1	2
	Pygidium et 3, 4, 5 ou 7 segments..	7	0	0	0	3	4
		<u>10</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>4</u>	<u>6</u>

Tableau 15 - Régénération caudale de régénérats "aneurogéniques" et de régénérats normaux (témoins) 30 jours après l'amputation (Nereis diversicolor)

La régénération des régénérats "aneurogéniques" est soit nulle, soit limitée à la mise en place d'un petit blastème ou d'un pygidium.

- Régénération nulle (4 cas sur 29). L'absence de
régénération est corrélative d'une involution des tissus proches du niveau d'amputation aboutissant à la dégénérescence du régénérat "aneurogénique".

- Régénération d'un petit blastème (17 cas sur 29).
.....
Dans ce cas, le régénérat est de petite taille (50 à 125 µ de long) et caractérisé essentiellement par la différenciation du vaisseau anal. A l'examen histologique, il se présente sous la forme d'une cavité limitée par un épiderme vacuolisé de type pygidial. Ce régénérat représente en fait une ébauche de pygidium (Pl. XII, fig. f).

- Régénération d'un pygidium (8 cas sur 29)

(fig. 20 A 2). Le régénérat atteint cette fois une longueur de 100 à 250 μ et se distingue du régénérat souche par son diamètre qui lui est nettement inférieur (100 à 200 μ contre 300 à 450 μ pour le régénérat souche). Son extrémité caudale est percée d'un anus entouré d'un sphincter caractéristique analogue à celui des régénérats "aneurogéniques". Il possède en outre un vaisseau anal et en avant de celui-ci une zone blanchâtre dépourvue de vaisseau transversal ; par contre, il ne différencie ni cirres anaux, ni parapodes. L'étude histologique de ces régénérats montre qu'ils sont constitués d'un pygidium typique séparé de la souche par une zone de prolifération dépourvue généralement de dissépiments ; toutefois dans un cas (Pl. XII, fig. e) nous avons observé une ébauche de dissépiment segmentaire ainsi qu'un nombre relativement important de cellules mésodermiques devant le pygidium.

- Chez P. cultrifera (1 cas)

La régénération du régénérat "partiellement innervé" est dans ce cas limitée à la mise en place d'un pygidium typique comme chez N. diversicolor. Le régénérat obtenu possède un diamètre de 400 μ contre 600 μ pour celui du régénérat souche, et 200 μ de longueur ; il conserve le même aspect jusqu'à la fin de l'expérience.

- Chez N. pelagica (2 cas)

La régénération du régénérat "aneurogénique" est limitée dans un cas à l'édification du pygidium et dans l'autre cas, elle restitue intégralement les segments amputés.

- Régénération d'un pygidium. Il s'agit d'un régénérat "aneurogénique" de 2 mois 1/2. La régénération aboutit à la mise en place d'un pygidium et d'une zone prépygidiale, dépourvue de dissépiments, analogue à ce qui a été décrit chez N. diversicolor (Pl. XII, fig. g).

- Régénération d'un pygidium et des segments amputés. Le régénérat "aneurogénique" de 3 mois 1/2 restitue 1 mois après la section les 4 segments amputés ; leur diamètre est alors sensiblement le même que celui des segments du régénérat souche.

b) Régénération des régénérats normaux (tableau 15)

L'amputation du pygidium seul ou du pygidium et de 1 à plusieurs segments est toujours suivie de la régénération d'un pygidium complet

(muni en particulier de cirres anaux) et de segments portant des parapodes (fig. 20 B 2) ou non. Les régénérats obtenus sont nettement segmentés même lorsqu'ils sont édifiés après ablation du pygidium seul ; il est probable que dans ce cas l'édification de segments corresponde à la croissance régénératrice du régénérat souche. Toutefois, le nombre de segments édifiés après amputation du régénérat normal reste très faible (1 à 2 segments en moyenne au bout de 30 jours) chez N. diversicolor .

III - DISCUSSION

Les résultats de notre étude expérimentale relative aux potentialités régénératrices des régénérats "aneurogéniques" chez N. diversicolor montre^{nt} que celles-ci sont faibles et limitées dans les conditions les plus favorables à l'édification du seul pygidium. Le comportement de ces régénérats "aneurogéniques" après amputation rappelle d'ailleurs à ce titre, celui des tronçons de Nereis régénérant soit en l'absence de cerveau (BOILLY, sous presse), soit après destruction du mésoderme par les rayons X (BOILLY, 1969). En effet, dans ces deux cas, le pygidium est toujours restitué, mais aucun segment ne se différencie. Toutefois, les conditions expérimentales d'un part, les observations histologiques relatives à la présence du mésoderme à l'intérieur des régénérats d'autre part, et enfin la possibilité de différenciation de segments à partir d'un régénérat "aneurogénique" observée chez l'espèce N. pelagica, nous autorise à exclure l'intervention de ces deux éléments importants de la régénération des Nereis (cerveau et mésoderme) dans la limitation des potentialités régénératrices des régénérats "aneurogéniques" chez N. diversicolor. Il ne semble pas, d'ailleurs, que chez Nereis l'affaiblissement des potentialités régénératrices soit en relation directe avec l'absence de chaîne nerveuse. Nous avons pu en effet démontrer précédemment chez cette espèce que la mise en place d'un régénérat segmenté reste possible en l'absence de chaîne nerveuse (chapitre I). De même, il ne semble pas que l'absence de polarité dorso-ventrale du régénérat "aneurogénique" soit responsable de la limitation des capacités régénératrices. En effet, BOILLY et BOILLY-MARER (sous presse) ont pu induire, chez Nereis, des régénérats "aneurogéniques" en associant le tégument dorsal avec la paroi du tube digestif.

Dans l'état actuel de nos recherches, nous considérons à titre d'hypothèse de travail que l'état de différenciation tissulaire des régénérats "aneurogéniques" au niveau de l'amputation d'une part et le degré de différenciation antéro-postérieure de ces régénérats d'autre part rendraient compte

des résultats obtenus. Nous avons pu constater en effet que les régénérats "aneurogéniques" sont toujours faiblement différenciés. En particulier, les faisceaux musculaires longitudinaux ventraux ne sont pas différenciés et la musculature longitudinale dorsale n'est que faiblement représentée ou même absente (P. cultrifera) sur toute la longueur du régénérat. Par contre, la musculature longitudinale des régénérats normaux est toujours, à niveau égal, plus importante que celle des régénérats "aneurogéniques". Il est possible que le caractère peu différencié des régénérats "aneurogéniques" soit la cause de la limitation importante des potentialités régénératrices de celui-ci.

BRYANT et BELLAIRS (1970) en étudiant la régénération de la queue d'embryons de Lacerta vivipara ont constaté aussi que la régénération normale n'est pas possible tant qu'un certain stade de développement n'est pas atteint ; ils suggèrent que la possibilité de régénération pour la queue est liée à un certain degré de maturité des tissus impliqués dans la régénération. On peut donc penser que le caractère incomplet de la régénération pygidiale du régénérat "aneurogénique" chez Nereis et à fortiori l'absence de régénération de segments résulte du faible degré de différenciation des tissus impliqués dans la régénération. Toutefois, dans le cadre de cette interprétation, il ne semble pas que la faible quantité de matériel musculaire des régénérats "aneurogéniques" soit la cause de la limitation de ses potentialités régénératrices, étant donné que celui-ci ne fournit pas de cellules de régénération (BOILLY, 1969). Par contre, les membres "aneurogéniques" d'Ambystoma (Amphibiens) sont susceptibles de régénérer (YNTEMA, 1959 a et 1959 b ; STEEN et THORNTON, 1963) alors qu'ils présentent une musculature partiellement développée. On peut penser aussi que la limitation des potentialités régénératrices des régénérats "aneurogéniques" résulte de l'absence de gradient de différenciation antéro-postérieur au niveau de ces régénérats. Nous avons pu constater, en effet, que les potentialités régénératrices caudales des Nereis entières s'expriment selon un gradient céphalo-caudal, mais que les potentialités régénératrices de leur partie caudale (zones pygidiale, prépygidiale ou dernier segment) se limitent à la mise en place du pygidium. Le comportement du régénérat "aneurogénique" après amputation, quel que soit son niveau le long de l'axe antéro-postérieur, est comparable à celui de l'individu entier dans sa partie caudale. On peut donc penser que, de même que l'amputation d'une Nereis entière dans sa partie postérieure (prépygidiale ou dernier segment), toute amputation du régénérat "aneurogénique" n'entraînerait pas comme dans le cas normal (régénérat et animal entier) une discontinuité longitudinale entre le pygidium néoformé et le dernier segment de la souche. ABELOOS (1932) a également proposé une interprétation semblable sur les causes de la détermination

du processus de la croissance régénératrice au cours de la seconde phase de régénération (phase de différenciation des parties intermédiaires entre l'organe distal néoformé et la souche) ; cet auteur suppose en effet que la "discontinuité dans la série des niveaux morphologiques représentés dans l'organe en régénération, discontinuité qui résulte de l'absence des organes intercalaires" provoque la croissance du régénérat. Dans le cadre de cette deuxième hypothèse, la chaîne nerveuse serait responsable chez Nereis de la différenciation basifuge des régénérats aboutissant à la mise en place d'un gradient de différenciation antéro-postérieur. Des expériences complémentaires s'avèrent désormais nécessaires pour vérifier le bien-fondé de cette interprétation.

CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE

Notre étude expérimentale relative au rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation du régénérat caudal chez Nereis montre que celle-ci est responsable de la détermination de la polarité dorso-ventrale du régénérat et suggère qu'elle interviendrait également dans la mise en place du gradient de différenciation antéro-postérieur du régénérat.

CONCLUSION GENERALE

L'ensemble des travaux relatifs à l'étude du rôle de la chaîne nerveuse dans la régénération des Annélides, démontre le rôle trophique de celle-ci dans le déclenchement et dans le développement de la régénération au même titre que celui des nerfs dans la régénération des membres chez les Amphibiens (voir mise au point d'AVEL, 1961). Toutefois, l'absence de données concernant le problème de l'influence du système nerveux dans la différenciation du régénérat nous a conduit à reconsidérer chez les Annélides le rôle de la chaîne nerveuse.

Notre travail, réalisé chez 3 espèces de Nereidae (N. diversicolor, N. pelagica et P. cultrifera), a consisté tout d'abord à étudier les potentialités régénératrices caudales (chapitre I) et parapodiales (chapitre II) après ablation d'une partie du système nerveux. Nous avons ensuite analysé l'état de différenciation des régénérats caudaux édifiés en l'absence de chaîne nerveuse et recherché le rôle de cette dernière dans la mise en place des gradients de différenciation dorso-ventral (chapitre III) et antéro-postérieur (chapitre IV) du régénérat. Les résultats obtenus sont les suivants.

1) Après ablation de la chaîne nerveuse au niveau du front d'amputation, la régénération caudale reste possible, bien que limitée chez les Nereis étudiées. L'étude morphologique et histologique de la régénération obtenue dans ces conditions nous a permis de constater que le rôle trophique de la chaîne nerveuse est peu important ; en effet, la chaîne nerveuse n'est nécessaire ni au déclenchement de la régénération, ni à la segmentation du régénérat, mais intervient néanmoins dans la croissance régénératrice. Par contre, la chaîne nerveuse exerce sur le régénérat une action "organisatrice" importante permettant en particulier la différenciation des appendices segmentaires (parapodiaux et pygidiaux).

2) L'étude de la régénération parapodiale dans différentes conditions de "dénervation" démontre la dépendance de ce type de régénération vis-à-vis du système nerveux pédieux ; en effet, en son absence, la régénération parapodiale est impossible. Inversement, la déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi du corps peut induire une néoformation de parapode. Le système nerveux joue donc un rôle trophique très important au cours de la régénération parapodiale.

3) Chez les Nereis étudiées, les régénérats caudaux édifiés en l'absence de chaîne nerveuse (régénérats "aneurogéniques") présentent des caractères dorsaux sur toute leur périphérie et semblent donc dépourvus de polarité dorso-ventrale. Ces résultats sont confirmés par des expériences d'induction de parapodes surnuméraires par greffe de paroi de régénérat "aneurogénique" démontrant que la face ventrale de celui-ci se comporte comme une face "dorsale" et ceci même au cours de l'hétéronéréidation (apparition de papilles pygidiales sur toute la périphérie du pygidium). En outre, nous avons constaté qu'un régénérat caudal, édifié en présence d'une chaîne nerveuse supplémentaire greffée en position dorsale, peut différencier un petit territoire de nature "ventrale" sur la face dorsale du régénérat en regard de l'implant de chaîne nerveuse. Nos résultats permettent donc de considérer que la chaîne nerveuse intervient dans la différenciation de structures "ventrales" et qu'en son absence, la différenciation s'effectue dans le sens dorsal, quelle que soit la position du territoire considéré et à condition que celui-ci soit entraîné dans un processus de régénération.

Compte tenu des conditions du déclenchement d'une morphogenèse parapodiale supplémentaire (discontinuité tissulaire dorso-ventrale et innervation de la zone de contact hétérologue) (BOILLY-MARER, 1971 a et 1971 b), l'absence de différenciation de parapodes sur les régénérats "aneurogéniques" peut être interprétée comme résultant à la fois de l'absence d'innervation et de polarité dorso-ventrale.

4) Les régénérats caudaux "aneurogéniques" présentent sur toute leur longueur une uniformité morphologique et anatomique contrairement aux régénérats normaux. En outre, leurs potentialités régénératrices sont faibles et se limitent à la restitution du seul pygidium. Compte tenu de l'existence chez les Nereis entières d'un gradient de régénération céphalo-caudal superposé au gradient de différenciation et de la similitude des différents segments du régénérat "aneurogénique", nous avons interprété la limitation des potentialités régénératrices des régénérats "aneurogéniques" comme étant la conséquence de l'absence, après amputation, d'une discontinuité longitudinale entre le dernier segment souche "aneurogénique" et le pygidium néoformé. Dans ces conditions en effet, l'amputation n'entraînerait pas une chute de gradient entre la souche et le pygidium restitué.

En résumé, l'étude du rôle de la chaîne nerveuse dans la régénération met en évidence deux faits importants, relatifs l'un au rôle trophique, l'autre

au rôle "organisateur" de la chaîne nerveuse. Nos résultats montrent en effet que le rôle trophique de la chaîne nerveuse dans la régénération caudale est particulièrement limité. La Nereis est la seule Annélide étudiée jusqu'à présent, susceptible de régénérer en direction caudale en l'absence de chaîne nerveuse. Cette propriété particulière de la Nereis nous a permis de constater que la chaîne nerveuse est par contre nécessaire au déroulement normal de la régénération et d'envisager l'étude de son rôle dans la différenciation du régénérat. Les résultats de l'analyse de l'état de différenciation des régénérats "aneurogéniques" nous ont conduit à considérer que la chaîne nerveuse contrôle l'établissement de la polarité dorso-ventrale et du gradient de différenciation antéro-postérieur. De nouvelles expériences s'avèrent nécessaires pour préciser les modalités du rôle "organisateur" de la chaîne nerveuse chez la Nereis. Il conviendra néanmoins d'apprécier le degré de généralité de ces conclusions en considérant la régénération d'autres Annélides et aussi celle des membres "aneurogéniques" d'Amphibiens (STEEN et THORNTON, 1963 ; YNTEMA, 1959 a et 1959 b).

BIBLIOGRAPHIE

- ABELOOS, M., 1932 - La régénération et les problèmes de la morphogénèse. Gauthier-Villars ed., 253 pages.
- ABELOOS, M., 1955 - Le problème morphogénétique dans la régénération des Annélides Polychètes. Bull. Soc. Zool. Fr., 80, 228-256.
- ABELOOS, M., 1965 a - La régénération des Annélides. In Regeneration in animals and related problems, 207-215. North-Holl. Publ. Co., Amsterdam.
- ABELOOS, M., 1965 b - L'histogénèse dans la régénération des Vers. In Regeneration in animals and related problems, 216-227. North-Holl. Publ. Co., Amsterdam.
- ABELOOS, M. et THOUVENY, Y., 1960 - Conditions histologiques de la régénération chez l'Annélide Magalia perarmata Marion-Bohr. C.R. Acad. Sc. Paris, 250, 3736-3737.
- AVEL, M., 1930 - Le rôle du système nerveux dans la régénération de la tête chez les Lombriciens. C.R. Acad. Sc. Paris, 191, 78-79.
- AVEL, M., 1932 a - Sur une expérience permettant d'obtenir la régénération de la tête en l'absence certaine de la chaîne nerveuse ventrale ancienne chez les Lombriciens. C.R. Acad. Sc. Paris, 194, 2166-2168.
- AVEL, M., 1932 b - Analyse expérimentale de la disparition du pouvoir de régénération d'une tête, dans la région moyenne du corps, chez les Lombriciens. C.R. Acad. Sc. Paris, 195, 273-275.
- AVEL, M., 1937 - Analyse expérimentale de la détermination de l'axe dorso-ventral dans la régénération de la tête chez les Lombrics. C.R. Acad. Sc. Paris, 205, 255-256.
- AVEL, M., 1942 - Sur l'autonomie de la différenciation des régénérats céphaliques chez les Lombrics. C.R. Acad. Sc. Paris, 215, 333-334.

- AVEL, M., 1947 - Les facteurs de la régénération chez les Annélides. Rev. Suisse Zool., 54, 219-235.
- AVEL, M., 1950 - Le problème des inductions dans la régénération de la tête chez les Lombriciens. Année Biol. Fr., 3ème Série, 26, 241-256.
- AVEL, M., 1959 - Classe des Annélides Oligochètes. In Traité de Zoologie dirigé par P.P. GRASSE, t. V, fasc. 1, 224-470, Edition Masson, Paris.
- AVEL, M., 1961 - L'influence du système nerveux sur la régénération chez les Urodèles et les Oligochètes. Bull. Soc. Zool. Fr., 86, 464-483.
- BAILEY, P.L.Jr. , 1930 - The influence of the nervous system in the regeneration of Eisenia foetida Savigny. J. exp. Zool., U.S.A., 57, 473-509.
- BAILEY, P.L.Jr. , 1939 - Anterior regeneration in the earthworm Eisenia, in the certain absence of central nervous tissue at the wound region. J. exp. Zool., U.S.A., 80, 287-293.
- BAILEY, P.L.Jr. et BAILEY, G.H., 1938 - Further experiments on the influence of the nerve cord in posterior regeneration in Eisenia foetida (Savigny) and in Nereis virens (Sars). J. exp. Zool., U.S.A., 79, 13-29.
- BOILLY, B., 1967 a - Etude histologique des premiers stades de l'histogenèse dans la régénération caudale et céphalique chez une Annélide Polychète (Syllis amica Quatrefages). Considérations sur l'origine des cellules de régénération. Arch. Anat. Micr., 56, 2, 167-204.
- BOILLY, B., 1967 b - Rôle du mésoderme dans la différenciation du blastème de régénération chez une Annélide Polychète (Syllis amica Quatrefages). Bull. Soc. Zool. Fr., 92, 331-335.
- BOILLY, B., 1968 - Contribution à l'étude de l'origine des cellules de régénération chez les Annélides Polychètes. Thèse d'Etat Lille, 134 pages.
- BOILLY, B., 1969 - Origine des cellules régénératrices chez Nereis diversicolor O.F. Müller (Annélide Polychète). Wilhelm Roux'Archiv., 162, 286-305.

- BOILLY, B. - Mode d'action du cerveau sur la régénération caudale de Nereis diversicolor O.F. Müller (Annélide Polychète). (Sous presse).
- BOILLY, B. et BOILLY-MARER, Y. - Rôle des contacts tissulaires dans le déclenchement de la morphogenèse régénératrice chez la Nereis. (Sous presse)
- BOILLY-MARER, Y., 1971 a - Néoformation de parapodes surnuméraires par greffe hétérologue de paroi du corps chez Nereis pelagica L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sc. Paris, 272, 79-82.
- 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. Sc. Paris, 272, 261-264.
- BOILLY-MARER, Y., 1971 c - Contribution à l'étude de la signification des caractères sexuels somatiques et de leur déterminisme chez les Nereidae (Annélides Polychètes). Thèse d'Etat Lille, 168 pages.
- BOILLY-MARER, Y. et COMBAZ, A., 1972 - Différenciation aneurale de papilles pygidiales chez une Heteronereis (Nereis pelagica L., Annélide Polychète). C.R. Acad. Sc. Paris, 274, 1693-1696.
- BOUC-IASSALLE, A.M., 1968 - La cicatrisation des plaies de la paroi du corps chez le Lombricien Eisenia foetida Savigny, en présence et en l'absence d'innervation. C.R. Acad. Sc. Paris, 267, 2167-2169.
- BRYANT, S.V. et BELLAIRS, A. d'A., 1970 - Development of regenerative ability in the Lizard, Lacerta vivipara. Am. Zoologist, 10, 167-173.
- BULLOCK et HORRIDGE, 1965 - Structure and fonction in the nervous systems of invertebrates. Ed. Freeman, 662-759.
- COLLEY, A., 1931 - Regenerationsversuche an Lumbriculus variegatus Müller. Z. f. wiss. Zool., 138, 232-302.
- COMBAZ, A., 1972 - Potentialités régénératrices des régénérats aneurogéniques de Nereis diversicolor O.F. Müller (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sc. Paris, 274, 1509-1512.

- COMBAZ, A. et BOILLY, B., 1971 - Particularités de la morphogenèse parapodiale dans des régénérats faiblement innervés chez Nereis diversicolor O.F. Müller (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sc. Paris, 273, 951-954.
- CROWELL, J.R., 1937 - Factors affecting regeneration in the earthworm. J. exp. Zool. U.S.A., 76, 1-33.
- DURCHON, M., 1967 - Rôle du système nerveux dans la régénération chez les Annélides. Bull. Soc. Zool. Fr., 92, 319-331.
- GOLDFARB, A.J., 1909 - The influence of the nervous system in regeneration. J. exp. Zool. U.S.A., 7, 643-722.
- GOLDFARB, A.J., 1914 - Regeneration in the Annelid worm Amphinoma pacifica, after removal of the central nervous system. Papers Tortugas lab., Carnegie Inst., 6, 97-102.
- HAFFNER, K.v., 1928 - Über die regeneration der vordersten segmente von Lumbriculus und ihre Fähigkeit, ein Hinterende zu regenerieren. Z. f. wiss. Zool., 132, 37-72.
- HERLIANT-MEEWIS, H., 1964 - Regeneration in Annelids. In "Advances in Morphogenesis" (M. Abercrombie and J. Brachet, eds.), 4, 155-215. Acad. Press, London.
- HERLIANT-MEEWIS, H. et DELIGNE, J., 1965 - Influence of the nervous system on regeneration in Annelids. In Regeneration in animals and related problems, 228-239. North-Holl. Publ. Co., Amsterdam.
- HOLMES, G.E., 1931 - The influence of the nervous system on regeneration in Nereis virens, Sars. J. Exp. Zool. U.S.A., 60, 485-509.
- JANDA, V., 1926 - Die veränderung des geschlechtscharakters und die Neubildung des geschlechtsapparats von Criodrilus lacuum Hoffm. unter künstlichen bedingungen. Roux'Archiv, 107, 200-204.
- JANDA, V., 1930 - Über die lebensdauer und reparativen potenzen bauchstrangloser fragmente und künstlich vereinigter dorsaler köperhälften von Criodrilus lacuum Hoffm. Roux'Archiv, 122, 432-450.

- KAWAKAMI, I.K., 1961 - Experimental analysis of factors influencing regeneration in the earthworm. Jap. J. Zool., 13, 141-164.
- KIORTSIS, V. et MORAITOU, M., 1965 - Factors of regeneration in Spirographis spallanzanii. In Regeneration in animals and related problems, 250-261. North-Holl. Publ. Co., Amsterdam.
- KROPP, B., 1933 - Brain transplantation in regenerating earthworms. J. exp. Zool. U.S.A., 65, 107-129.
- MORGAN, T.H., 1902 - Experimental studies of internal factors of regeneration of the earthworm. Roux'Arch. Entw. Mech. Organ., 14, 562-591.
- NUSBAUM, J., 1908 - Beitrag zur frage über die Abhängigkeit der regeneration vom nervensystem bei Nereis diversicolor O.F. Müller. Roux'Arch. Entw. Mech. Organ., 25, 632-642.
- OKADA, Yô K., 1934 - Régénération de la tête chez le Polychète Myxicola aesthetica (Clap.). Bull. Biol. Fr. Belg., 68, 340-381.
- OKADA, Yô K. et KAWAKAMI, I.K., 1943 - Transplantation experiments in the earthworm, Eisenia foetida (Savigny) with specials remarks on the inductive effect of the nerve and on the differentiation of the body wall. J. Fac. Sci. Tokyo Imp. Univ., IV, 6, 25-96.
- OKADA, Yô K. et TOZAWA, H., 1944 - Supplementary experiments of transplantation in the earthworm : the induction of tail by the transplanted nerve cord. J. Fac. Sci., Tokyo Imp. Univ., IV, 6, 635-647.
- ROSE, S.M., 1948 - The role of nerves in Amphibian limb regeneration. Ann. N.Y. Acad. Sci., 49, 818-833.
- ROZIER, J., 1960 - Contribution à l'étude du rôle du système nerveux dans la régénération céphalique chez Eisenia foetida. Thèse de 3ème Cycle Bordeaux.

- SAYLES, L.P., 1939 - Buds induced from implants of nerve cord and neighboring tissues in the Polychaete, Clymenella torquata. Biol. Bull., U.S.A., 76, 330-338.
- SAYLES, L.P., 1940 a - Buds induced by implants of anterior nerve cord and neighboring tissues inserted at various levels in Clymenella torquata. Biol. Bull., U.S.A., 78, 298-311.
- SAYLES, L.P., 1940 b - Buds induced by implants of posterior nerve cord and neighboring tissues inserted at various levels in Clymenella torquata. Biol. Bull., U.S.A., 78, 375-387.
- SAYLES, L.P., 1943 - Buds induced in Clymenella torquata by implants of nerve cord and neighboring tissues derivated from the mid-body region of worms of the same species. Biol. Bull., U.S.A., 82, 154-160.
- SIEGMUND, G., 1928 - Die Bedeutung des nervensystems bei der regeneration, untersucht an Eisenia. Biol. Generalis, Bd., 4, 337-350.
- SINGER, M., 1952 - The influence of the nerve in regeneration of the amphibian extremity. Quart. Rev. Biol., 27, 169-200.
- SINGER, M., 1959 - The influence of nerves on regeneration. In Regeneration in Vertebrates, ed. C.S. Thornton, Univ. Chicago Press, Chicago, 59-80.
- SINGER, M., 1960 - Nervous mechanisms in the regeneration of body parts in Vertebrates. In Developing cell systems and their control, ed. D. Rudnick-Donald Press, New-York, 115-133.
- SINGER, M. and CRAVEN, L., 1948 - The growth and morphogenesis of the regenerating forelimb of adult Triturus following denervation of various stages of development. J. exp. Zool., 108, 279-308.
- SMITH, J.E., 1957 - The nervous anatomy of the Body segments of Nereid Polychaetes. Phil. Trans. roy. Soc. London, 240, B, 135-196.
- STEEN, T.P. and THORNTON, C.S., 1963 - Tissue interaction in amputated aneurogenic limbs of Ambystoma larvae. J. Exp. Zool., 154, 207-221.

- STOLTE, H.A., 1933 - Die herkunft des regenerationsmaterials in der teilungszone von Dero limosa Leidy und das problem der aktivierung dieser zellen. Z. f. wiss. Zool., 143, 156-200.
- THOUVENY, Y., 1959 - Origine des cellules nerveuses dans la régénération de l'Annélide Polydora flava (Clap.). Bull. Soc. Zool. Fr., 84, 439-445.
- THOUVENY, Y., 1961 - Sur l'origine des tissus dans la régénération des Annélides Polydora flava Clap. et Magalia perarmata Marion et Bobr. Ann. Fac. Sc. Marseille, 31, 45-69.
- YNTEMA, C.L., 1959 a - Regeneration in sparsely innervated and aneurogenic forelimbs of Amblystoma larvae. J. Exp. Zool., 140, 101-123.
- YNTEMA, C.L., 1959 b - Blastema formation in sparsely innervated and aneurogenic forelimbs of Amblystoma larvae. J. Exp. Zool., 142, 423-439.
- ZHINKIN, L.N., 1936 - The influence of the nervous system on regeneration in Rhynchelmis limosella Hof. J. Exp. Zool., 73, 43-65.

PLANCHE I

Régénération caudale chez Nereis diversicolor

Fig. a - Régénération normale (Nereis témoins) 15 jours après la section. Remarquer la position ventro-latérale des ébauches parapodiales (→).

can : cirre anal néoformé.

Fig. b - Régénération en absence de chaîne nerveuse (Nereis "dénervée") 15 jours après la section (face ventrale). Noter l'absence d'ébauches parapodiales sur les segments néoformés et de cirres anaux sur le pygidium régénéré.

cnd : chaîne nerveuse déviée ; van : vaisseau sanguin anal néoformé.

Fig. c - Régénération d'une Nereis témoin, 1 mois après la section (face ventrale). Remarquer la forme conique du régénérat.

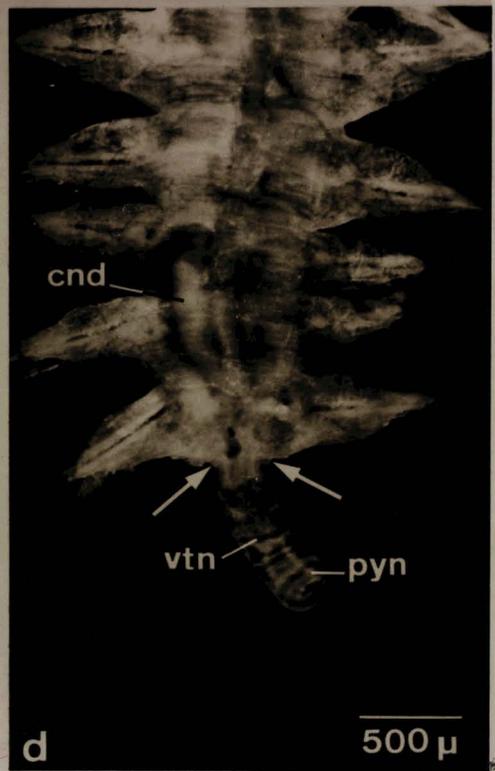
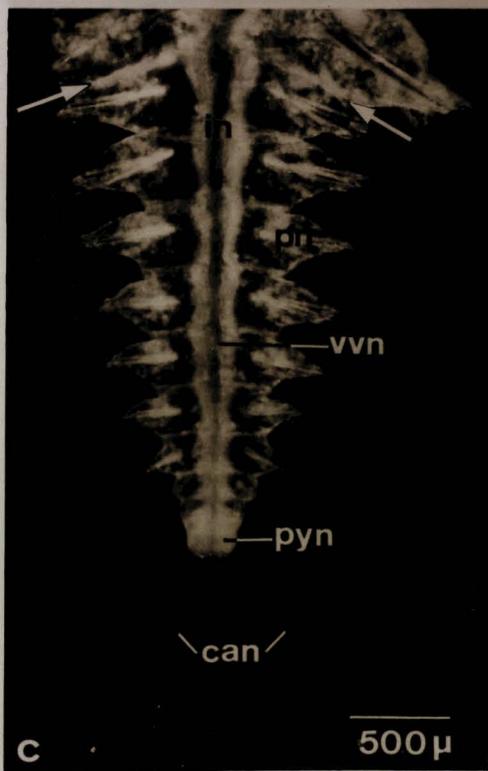
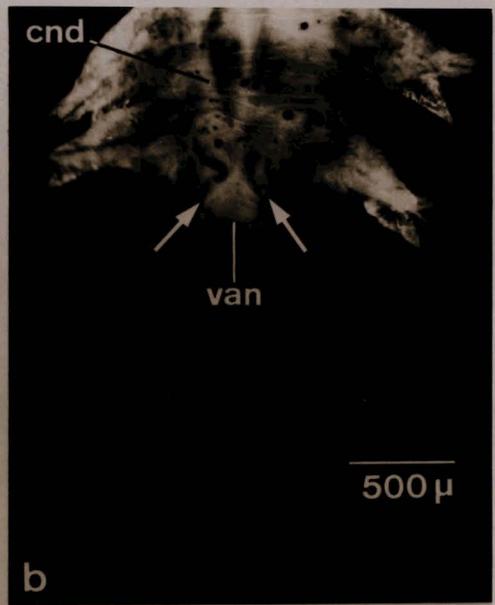
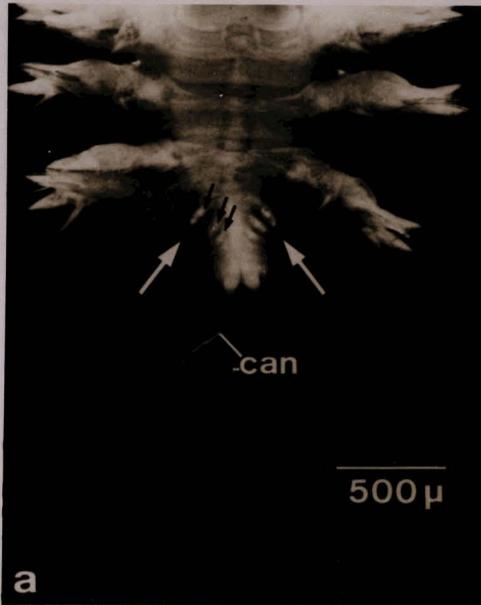
can : cirres anaux néoformés ; in : intestin néoformé ; pn : parapode néoformé ; pyn : pygidium néoformé ; vvn : vaisseau sanguin ventral néoformé.

Fig. d - Régénération d'une Nereis "dénervée" 1 mois après la section (face ventrale). Remarquer la forme cylindrique du régénérat, l'absence de chaîne nerveuse et de vaisseau sanguin ventral.

cnd : chaîne nerveuse déviée ; pyn : pygidium néoformé ; vtn : vaisseau sanguin néoformé.

Les flèches (→) indiquent le niveau d'amputation.





305
1976

PLANCHE II

Régénération caudale de Nereis

Fig. a - Régénération d'une N. pelagica normale 1 mois après la section (face dorsale).

ca : cirres anaux ; p : parapode ; pid : pigment dorsal ; R : régénérat ; S : souche.

Fig. b - Régénération d'une N. pelagica "dénervée" 1 mois après la section (face dorsale).

pid : pigment dorsal ; R : régénérat ; S : souche.

Fig. c - Régénérat de la figure b vu par sa face ventrale.

La segmentation du régénérat est marquée par les plis dissépimentaires et la présence de vaisseaux sanguins transversaux (vt).

Noter l'absence de vaisseau sanguin ventral.

Fig. d - Régénération chez une N. diversicolor "dénervée" 2 mois 1/2 après la section (face ventrale). Différenciation d'un parapode (p) médio-ventral à la base du régénérat (R); son cirre dorsal (cd) est dirigé vers l'apex du régénérat.

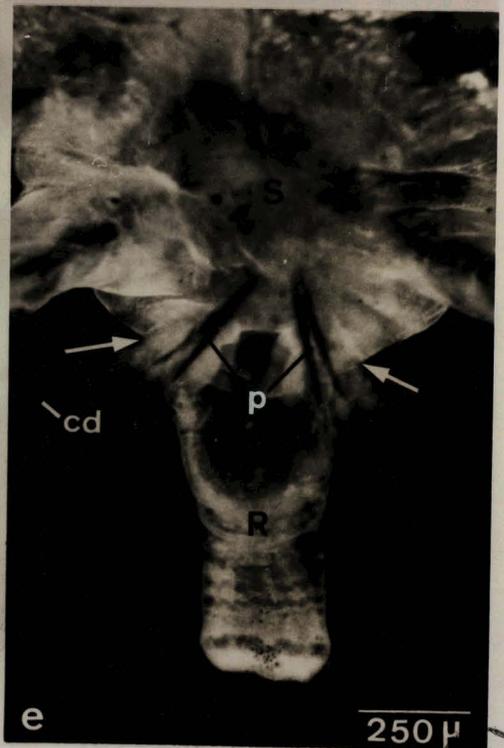
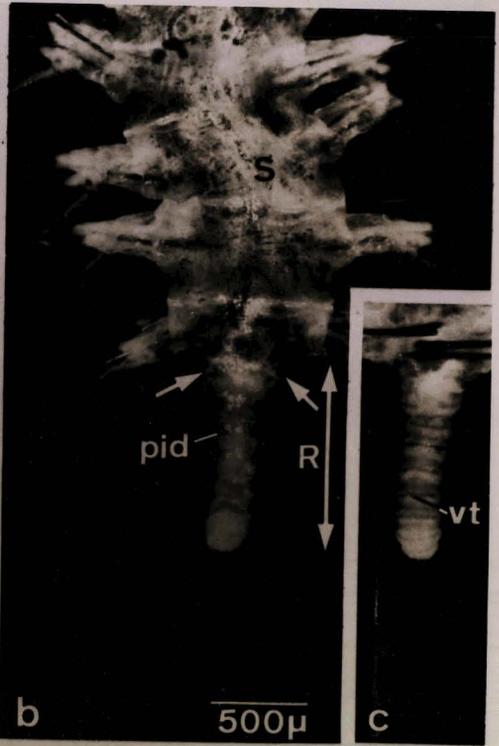
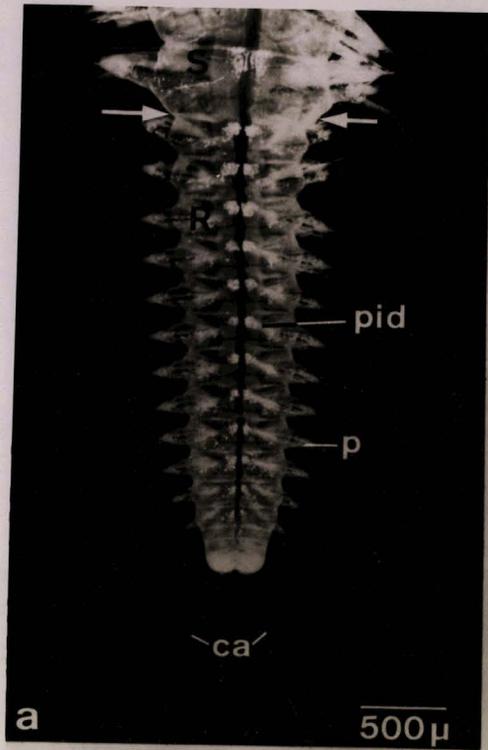
S : souche.

Fig. e - Régénération chez une N. diversicolor "dénervée" 2 mois après la section (face ventrale). Différenciation de 2 parapodes (p) ventrolatéraux à la limite souche (S) - régénérat (R).

cd : cirre parapodial dorsal.

Les flèches (→) indiquent le niveau d'amputation.





BUS
LILLE

PLANCHE III

Etude histologique de la régénération postérieure normale chez Nereis.

Fig. a - Régénérat de N. diversicolor 8 jours après la section (coupe frontale) (la flèche \rightarrow indique le niveau d'amputation). Remarquer la formation de dissépiments par étirement des cellules coelomiques dans le sens transversal (\rightarrow) ; un certain nombre des cellules de l'épithélium intestinal (epi) sont activées.
c : coelome ; dpy : dissépiment pygidial ; ep : épiderme ; va : vaisseau sanguin anal.

Fig. b - Coupe transversale passant devant la zone de prolifération pré-pygidiale dans un régénérat de 15 jours chez N. diversicolor.
Détail d'une ébauche de bulbe sétigère (bu). Noter la migration de cellules épidermiques en direction du coelome (c) et la présence d'une figure mitotique (flèches).
b : membrane basale ; ep : épiderme ; so : somatopleure.

Fig. c - Coupe frontale ventrale d'un régénérat de N. diversicolor de 15 jours passant par les ébauches de bulbes sétigères (flèches).
me : cellules mésodermiques des bandelettes ventro-latérales ;
vv : vaisseau sanguin ventral.

Fig. d - Détail d'un bulbe sétigère de la figure c. Présence d'une membrane basale (b) entre les cellules épidermiques (ep) du bulbe et les cellules somatopleurales (so) qui les entourent d'une couche monocellulaire.

Fig. e - Coupe frontale ventrale dans la zone prépygidiale d'un régénérat de N. pelagica 1 mois après l'amputation.
Remarquer la différenciation des parapodes de l'extrémité postérieure à la partie antérieure du régénérat (P \rightarrow A).
bu : bulbe sétigère ; d : dissépiment ; ebac : ébauche d'acicule ;
ebp : ébauche parapodiale ; me : cellules mésodermiques activées ventro-latérales ; vt : vaisseau sanguin transversal.





BUS
L100

PLANCHE IV

Etude histologique de la régénération
postérieure de Nereis diversicolor "dénervées"

Fig. a - Coupe frontale dans le blastème de régénération 6 à 7 jours après la section (la flèche indique le niveau d'amputation). Remarquer la mise en place du dissépiment pygidial (dpy).

a : anus ; ep : épiderme ; epi : épithélium intestinal ; va : vaisseau sanguin anal.

Fig. b - Coupe sagittale d'un régénérat de 20 jours (les flèches indiquent le niveau d'amputation).

a : anus ; d : dissépiment ; FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; vd : vaisseau sanguin dorsal ; vt : vaisseau transversal.

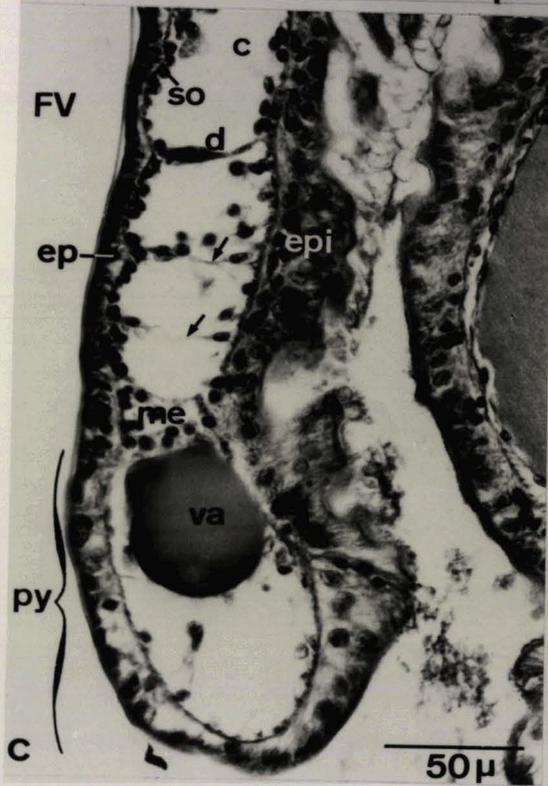
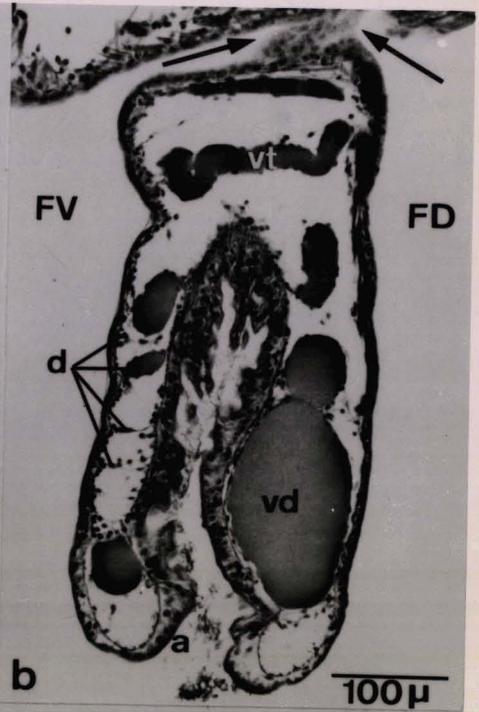
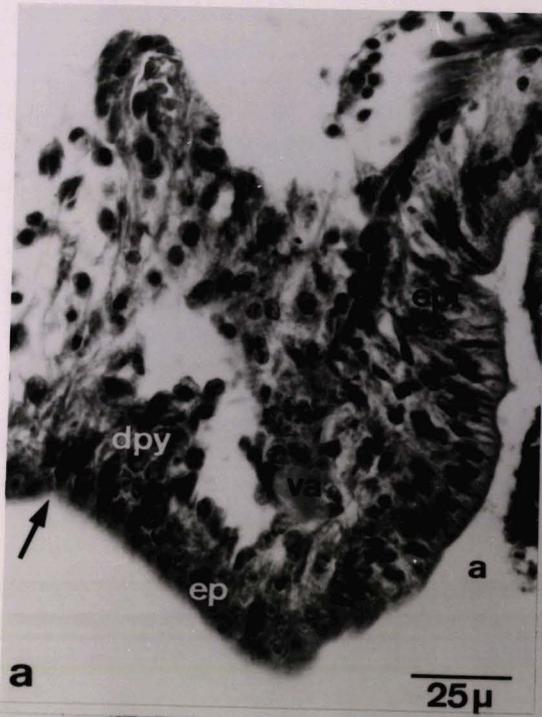
Fig. c - Détail de la zone ventrale du régénérat de la fig. b. Remarquer l'étirement des cellules coelomiques (→) dans le sens transversal aboutissant à la mise en place des dissépiments (d). Noter la présence d'un groupe de cellules mésodermiques (me) devant le pygidium (py) et l'absence d'activation dans l'épiderme ventral (ep).

c : coelome ; epi : épithélium intestinal ; FV : face ventrale ; so : somatopleure ; va : vaisseau sanguin anal.

Fig. d - Détail de la face dorsale (FD) du régénérat de la fig. b. Noter la présence de fibres musculaires longitudinales (fml).

vd : vaisseau sanguin dorsal.





805
L1006

PLANCHE V

Etude histologique de la
régénération caudale de Nereis "dénervées"

Fig. a - Vue d'ensemble de la région moyenne d'un régénérat de 5 mois chez N. pelagica (coupe transversale). Le mésentère ventral, le vaisseau sanguin ventral et la musculature longitudinale ventrale sont absents du régénérat.

FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; i : intestin ; mld : musculature longitudinale dorsale ; vd : vaisseau sanguin dorsal.

Fig. b - Vue de détail de la fig. a (partie ventrale du régénérat). La musculature circulaire (mc) est présente dans le régénérat et la musculature longitudinale ventrale n'est pas différenciée.
ep : épiderme ; FV : face ventrale .

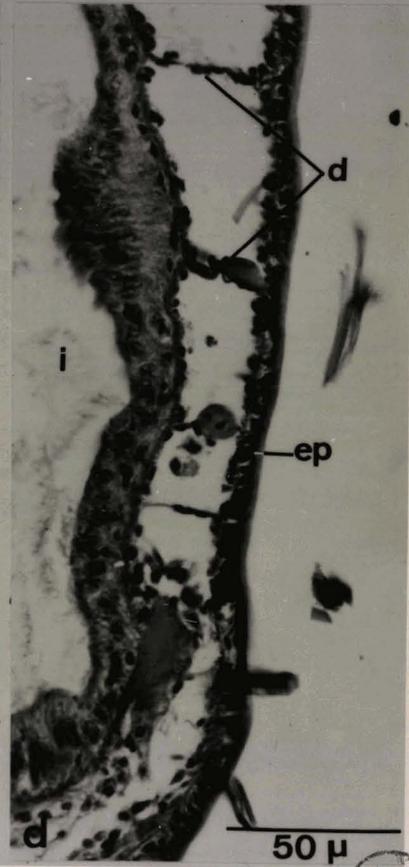
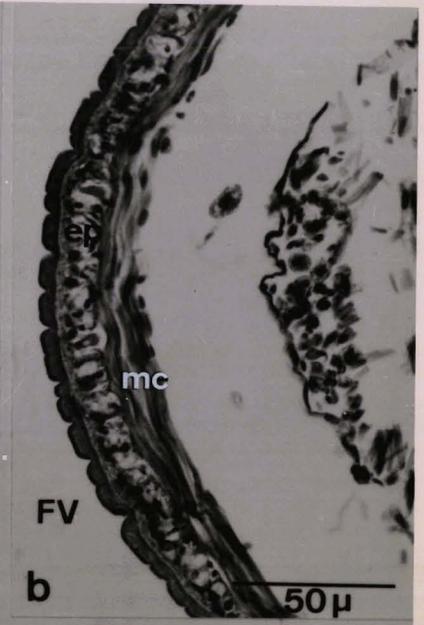
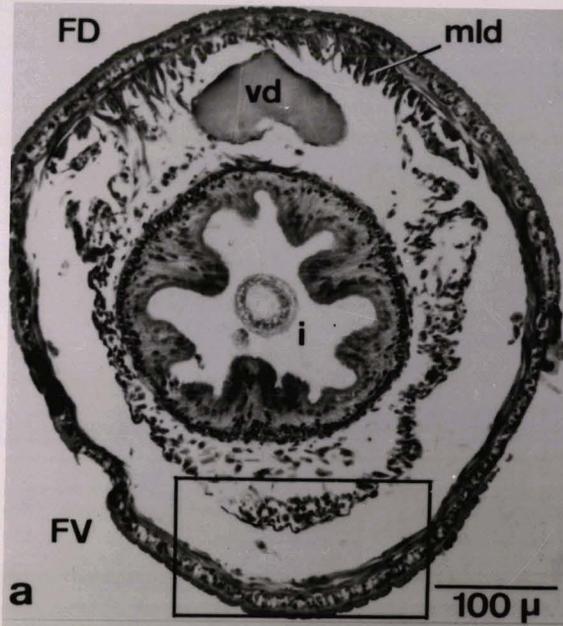
Fig. c - Coupe transversale dans la région moyenne d'un régénérat de 45 jours chez N. diversicolor.

FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; fmc : fibre musculaire circulaire ; i : intestin ; mld : musculature longitudinale dorsale ; vd : vaisseau sanguin dorsal.

Fig. d - Coupe frontale à un niveau ventral d'un régénérat de N. pelagica 2 mois après la section. Noter l'absence d'épaississement de l'épiderme et du mésoderme.

d : dissépinement ; ep : épiderme ; i : intestin.





BUS
LILLE

PLANCHE VI

Etude histologique de la
régénération caudale de Nereis "dénervées"

Fig. a - Coupe subtransversale d'un régénérat d'1 mois 1/2 chez
P. cultrifera.

Noter l'absence de faisceaux musculaires longitudinaux dorsaux
et ventraux.

FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; fmc : fibres musculaires
circulaires ; i : intestin ; vd : vaisseau sanguin dorsal.

Fig. b - Régénération chez N. diversicolor 20 jours après la section.
Différenciation d'1 paire de parapodes ventro-latéraux (coupe
frontale) (les flèches indiquent le niveau d'amputation).

Présence d'un cordon nerveux régénéré (cor) à partir du nerf
pédieux (np) du dernier segment de la souche.

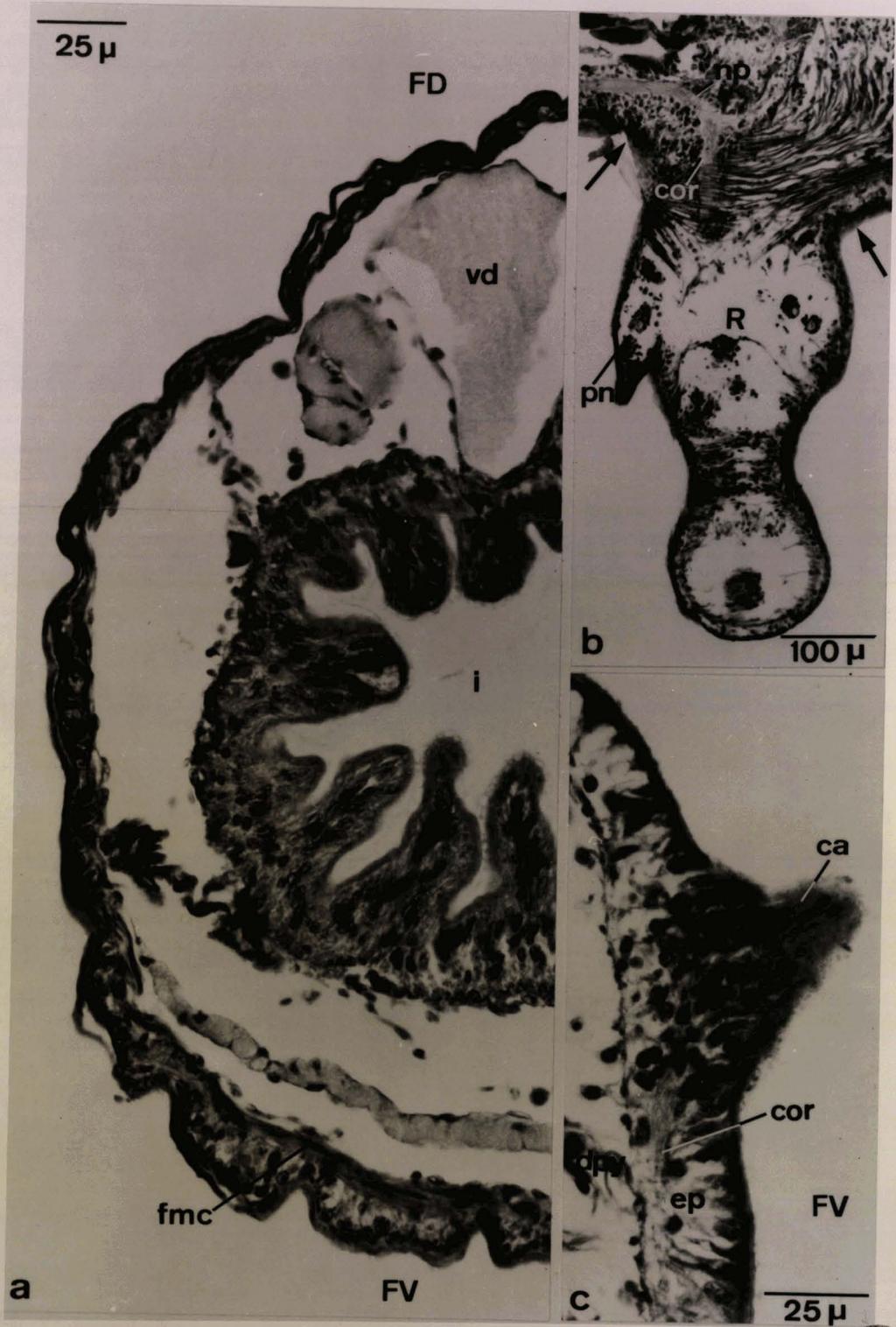
pn : parapode néoformé ; R : régénérat.

Fig. c - Régénération chez N. diversicolor 10 jours après la section.

Différenciation d'un cirre anal. Coupe sagittale dans la région
apicale du régénérat. Présence d'un cordon nerveux (cor) sous
l'épiderme ventral (ep) innervant le cirre anal néoformé (ca).

dpy : dissépigment pygidial ; FV : face ventrale.





805
LILLE

PLANCHE VII

Régénération parapodiale chez Nereis diversicolor

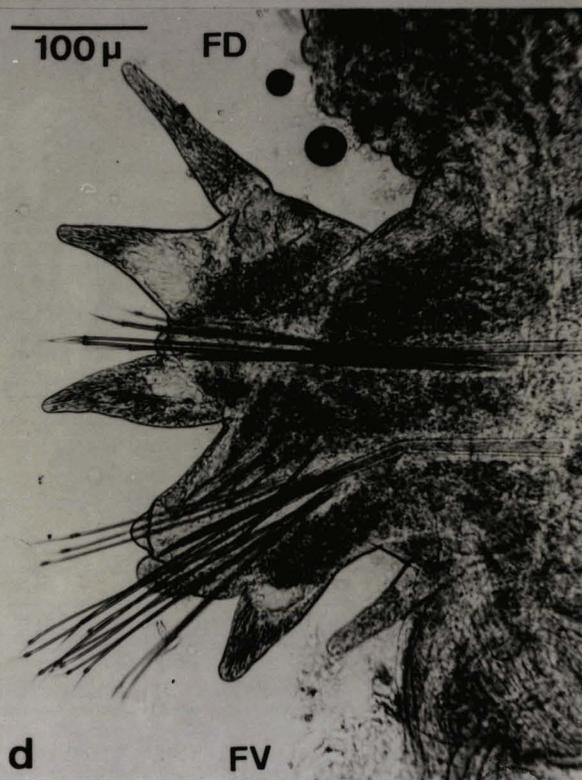
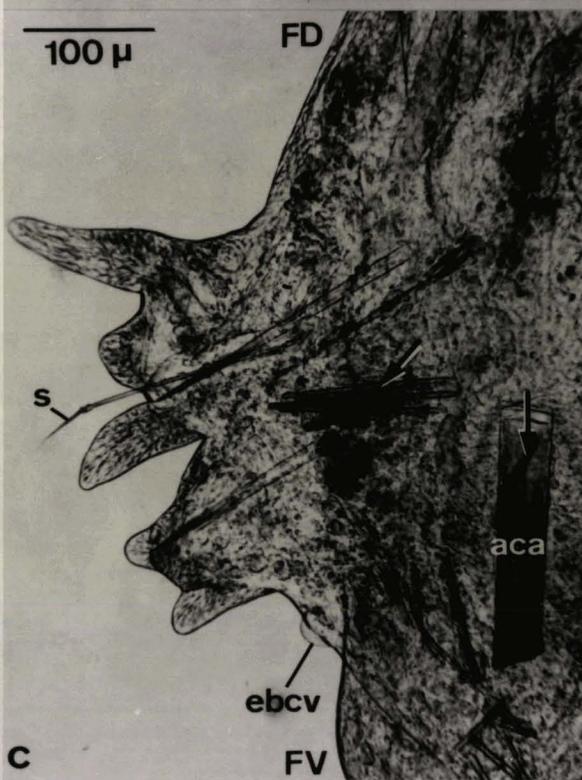
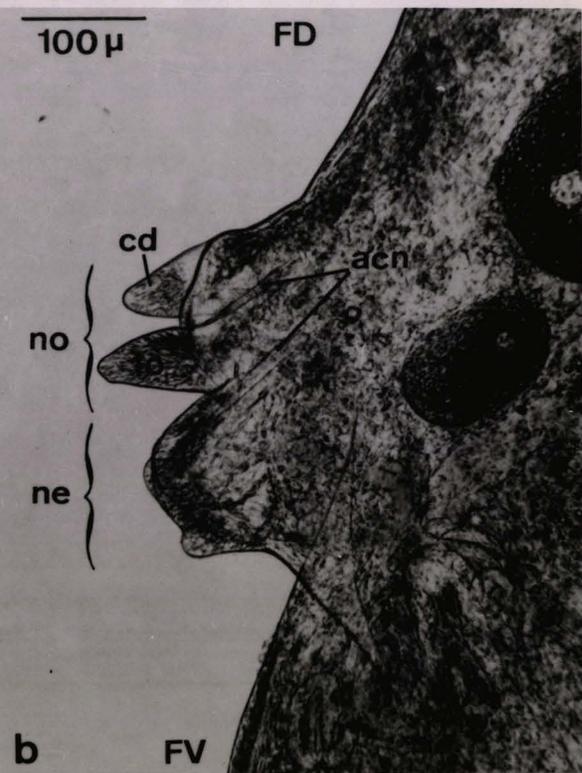
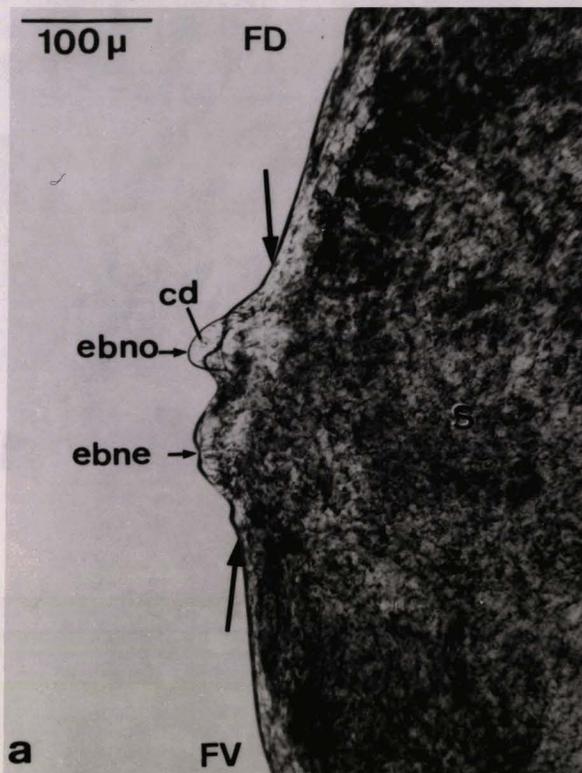
Fig. a - Régénérat de 14 jours (les flèches indiquent le niveau de section). Le notopode portant le cirre dorsal (cd) et le neuropode sont présents à l'état d'ébauches (ebno et ebne).
FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; S : souche.

Fig. b - Régénération de 16 jours.
Présence des acicules parapodiaux néoformés non pigmentés (acn).
Les lobes parapodiaux sont différenciés (lo).
cd : cirre dorsal ; FD : face dorsale ; FV : face ventrale ;
ne : neuropode ; no : notopode.

Fig. c - Régénérat de 16 jours.
Une soie parapodiale est différenciée (s) et une ébauche de cirre ventral est apparue (ebcv). Remarquer la présence de fragments d'acicules (aca) et de soies du parapode ancien (→).
FD : face dorsale ; FV : face ventrale.

Fig. d - Régénérat de 33 jours.
Le parapode est complètement différencié.
FD : face dorsale ; FV : face ventrale.





BUS
LILLE

PLANCHE VIII

Etude histologique de la
régénération parapodiale chez N. pelagica.

Fig. a - Coupe frontale 8 jours après l'amputation parapodiale (les flèches → indiquent le niveau de section).

Remarquer l'introflexion des bords de la paroi du corps sectionnée (⇐) et le bouchon mésodermique (bm) obturant la plaie.

ba : membrane basale ancienne ; ep : épiderme.

Fig. b - Coupe transversale 8 jours après l'amputation (les flèches indiquent le niveau de section). La cicatrisation est achevée.

bm : bouchon mésodermique ; c : coelome ; ep : épiderme cicatriciel ; FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; gp : ganglion pédicéux.

Fig. c - Vue de détail de la fig. b. Présence de fibres musculaires transversales (fmt) contre le bouchon mésodermique (bm).

ep : épiderme cicatriciel.

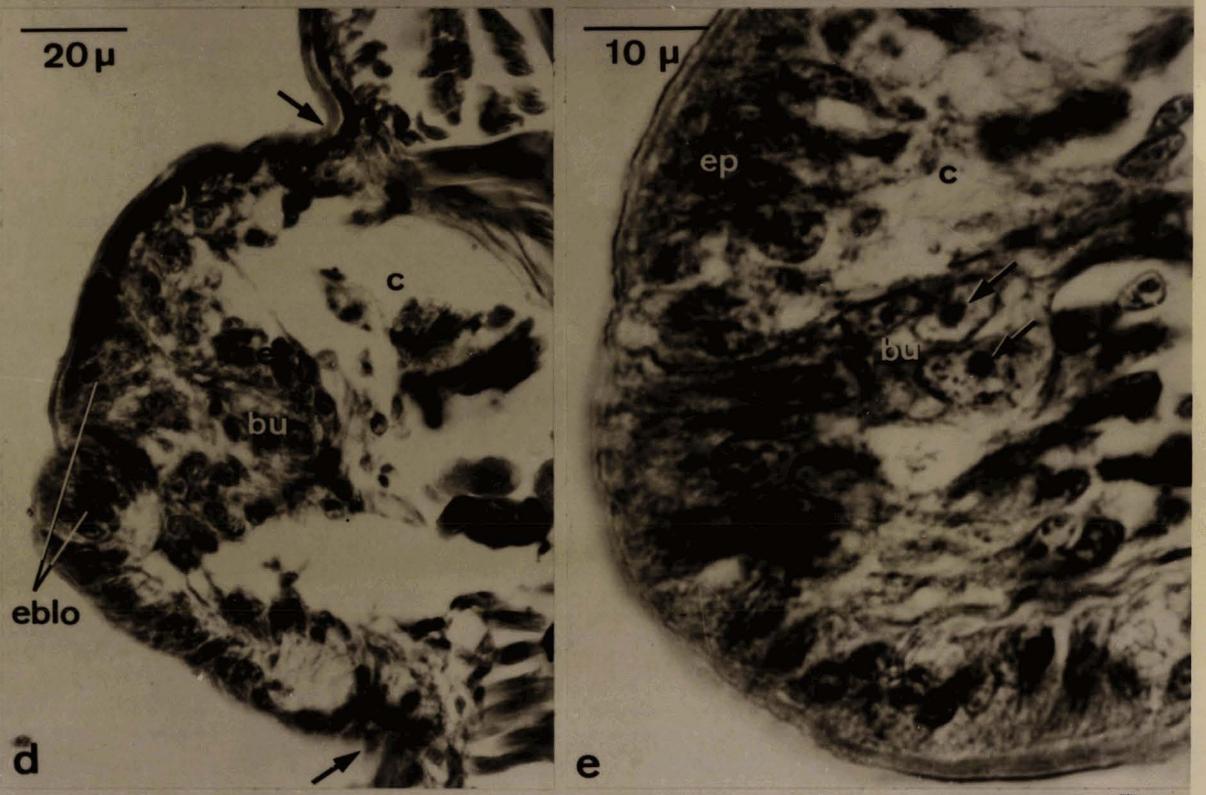
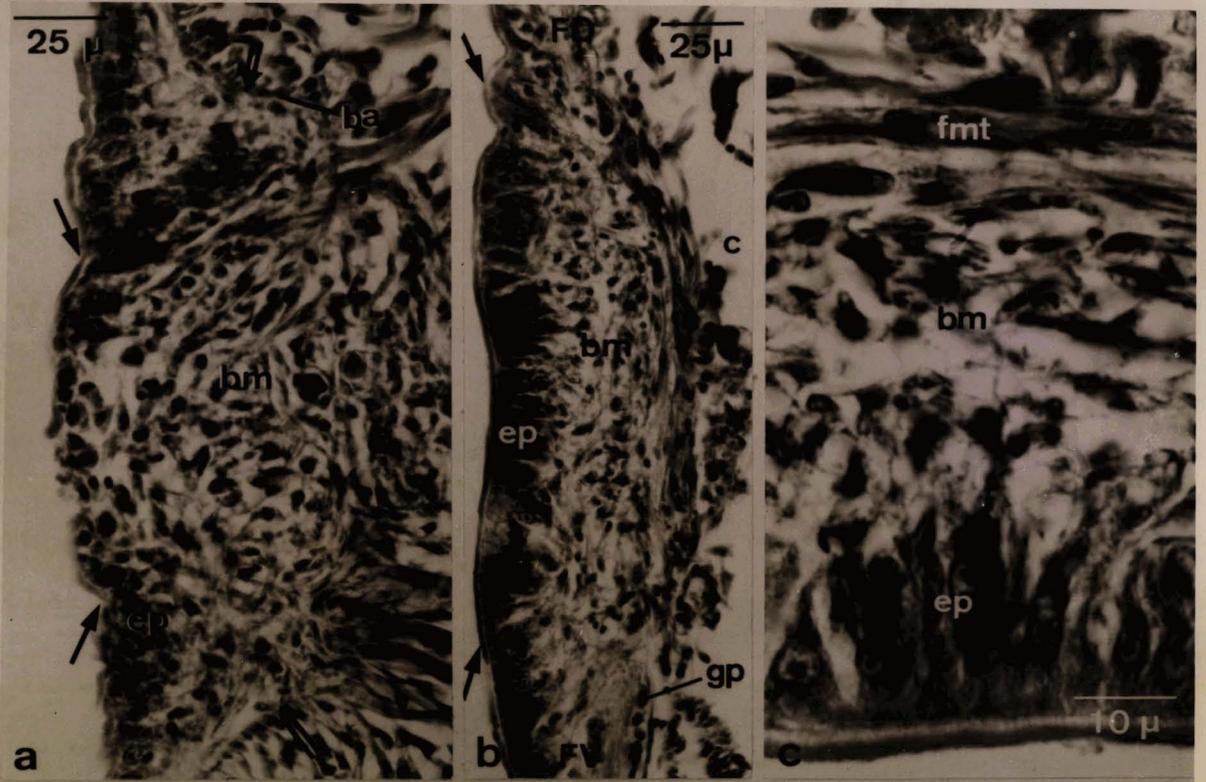
Fig. d - Régénérat de 16 jours (coupe frontale) (les flèches indiquent le niveau de section).

bu : bulbe sétigère ; c : coelome ; eblo : ébauches de lobes parapodiaux ; me : cellules mésodermiques.

fig. e - Régénérat de 16 jours (coupe frontale).

Détail d'un bulbe sétigère (bu). Noter l'aspect pédonculé du sac sétigère et la présence de grandes cellules basales activées (flèches).

c : coelome ; ep : épiderme.



BUS
LILLE

PLANCHE IX

Etude histologique de la
régénération parapodiale chez Nereis pelagica

Fig. a - Coupe transversale d'un régénérat normal de 22 jours (les flèches indiquent le niveau de l'amputation).

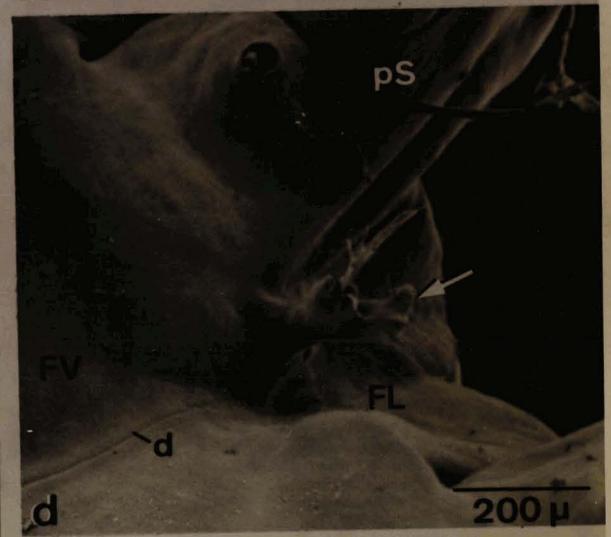
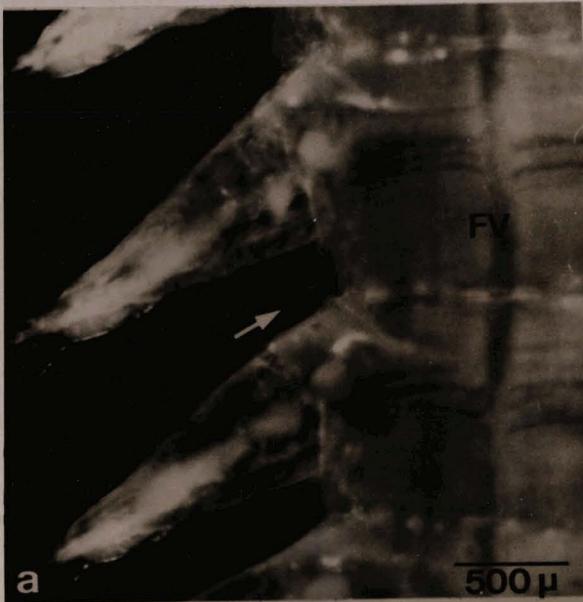
aca : acicule ancien ; acn : acicule néoformé ; cv : cirre parapodial ventral.

Fig. b - Coupe transversale d'un régénérat normal de 2 mois. La différenciation du parapode est complète et sa croissance pratiquement achevée.

Fig. c - Régénération parapodiale dans un segment dépourvu de chaîne nerveuse, 25 jours après l'ablation du parapode et du ganglion pédieux correspondant (coupe transversale) (la flèche indique le niveau de l'amputation). Remarquer à proximité d'un cordon nerveux (cor) l'étirement des cellules épidermiques vers l'extérieur (astérisque).
bu : bulbe sétigère ; mlv : musculature longitudinale ventrale.

Fig. d - Régénération parapodiale dans un segment dépourvu de chaîne nerveuse 40 jours après l'amputation (coupe transversale) (la flèche indique le niveau de section). gp : ganglion pédieux.





BUS
LILLE

PLANCHE XI

Etude histologique des néoformations surnuméraires induites par déviation de la chaîne nerveuse en position hétérotope chez N. pelagica

Fig. a - Néoformation indifférenciée (flèche) 6 mois après la déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi latérale du corps (coupe frontale).
cnd : chaîne nerveuse déviée; p : parapode.

Fig. b - Détail de la fig. a. L'excroissance provient de la prolifération de l'épiderme (ep) au niveau du contact de celui-ci avec l'extrémité déviée de la chaîne nerveuse (cnd).

Fig. c - Néoformation parapodiale 40 jours après la déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi latérale du corps (coupe frontale).
ac : acicules ; cor : cordon nerveux.

Fig. d - Aspect de la paroi dorsale du corps d'une Nereis après déviation de la chaîne nerveuse à ce niveau depuis 3 mois (coupe transversale). Constater la présence de cordons nerveux régénérés (cor) sous l'épiderme et l'absence de morphogénèse supplémentaire.
b : membrane basale ; cnd : chaîne nerveuse déviée ; ep : épiderme ; mld : musculature longitudinale dorsale.

Fig. e - Néoformation indifférenciée après déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi latérale du corps depuis 3 mois (coupe transversale). Elle résulte^{de} l'évagination de la paroi du corps.
cor : cordon nerveux ; fm : fibres musculaires.

Fig. f - Néoformation indifférenciée après déviation de la chaîne nerveuse dans la paroi dorsale du corps depuis 4 mois (coupe transversale). Remarquer l'évagination de la paroi dorsale du corps.
mld : musculature longitudinale dorsale.



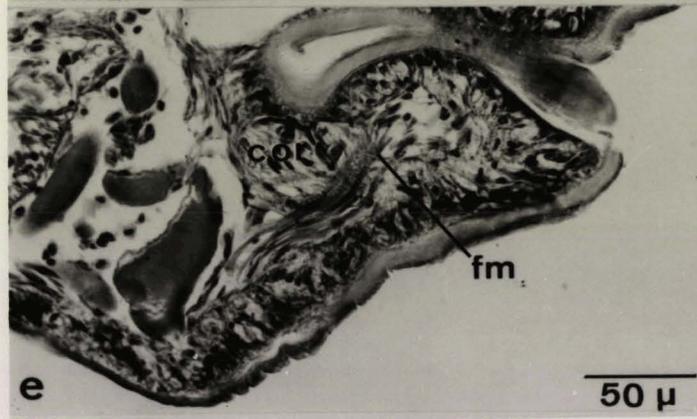
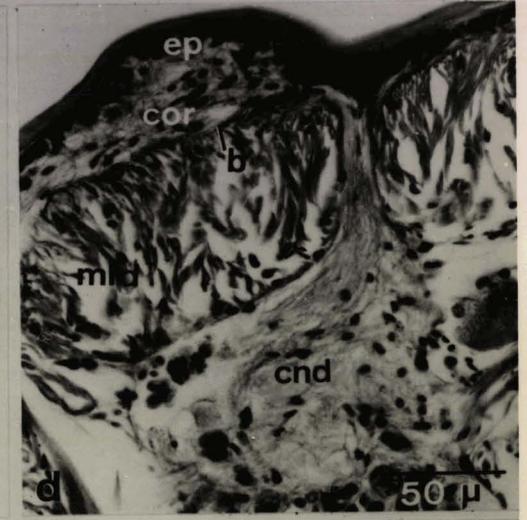
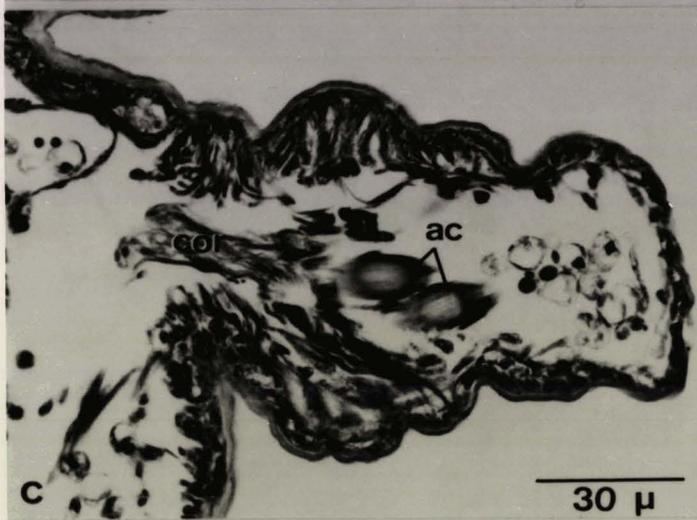
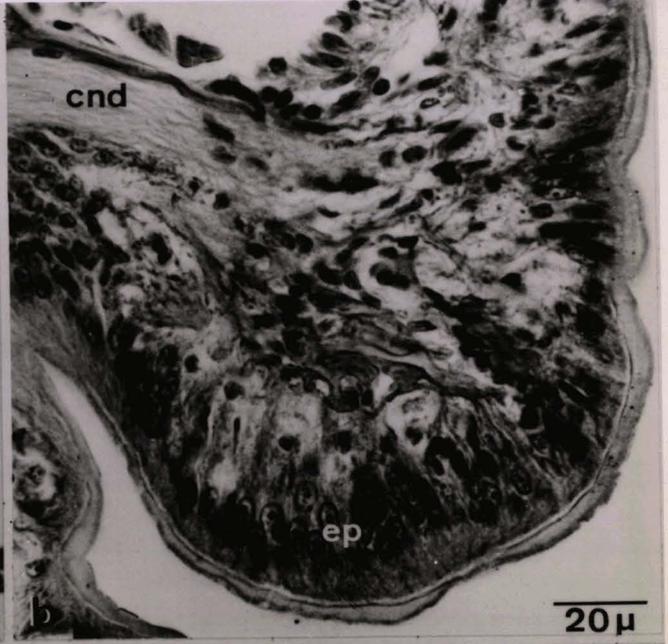
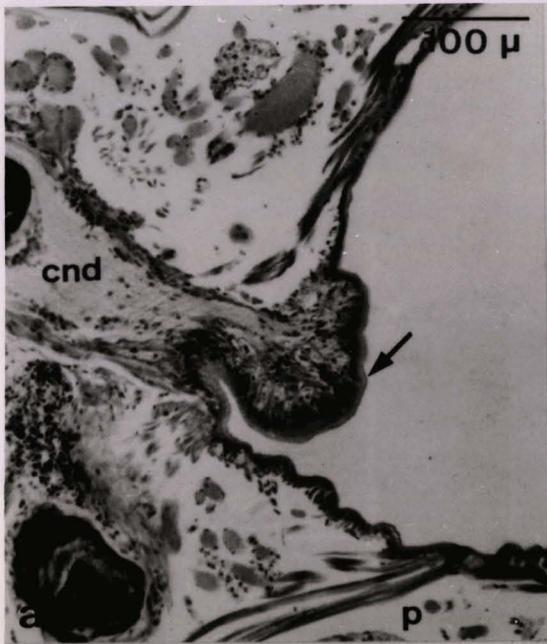


PLANCHE XII

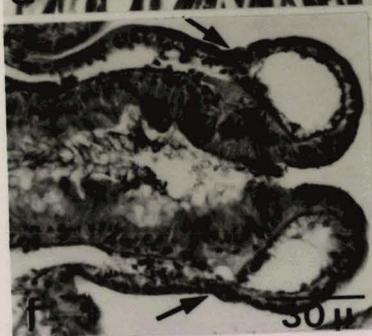
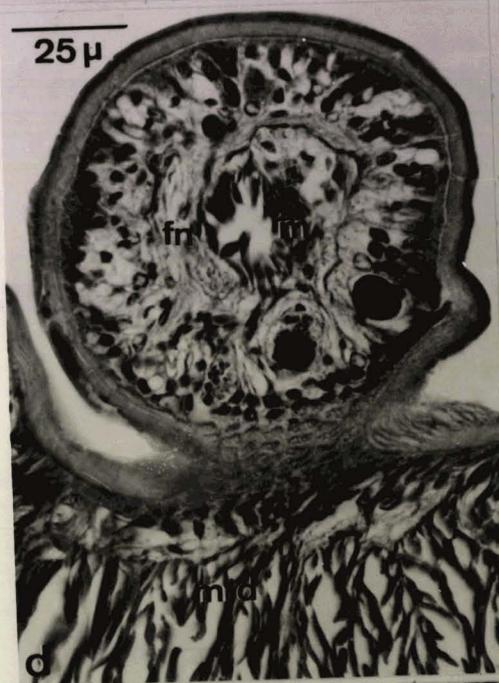
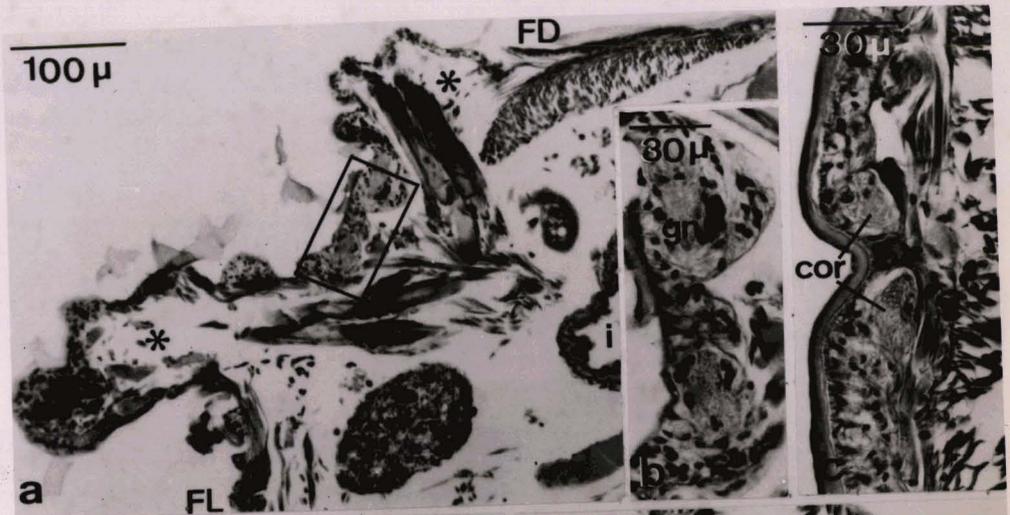
Implantation de la chaîne nerveuse dans la paroi
dorsale du corps chez N. pelagica

- Fig. a - Régénération postérieure en présence d'une chaîne nerveuse dorsale au niveau du front de section (coupe transversale) : néoformation de deux parapodes surnuméraires (astérisques) sur la face dorsale du régénérat 5 mois après l'amputation.
FD : face dorsale ; FL : face latérale ; i : intestin.
- Fig. b - Vue de détail de la figure précédente. Observer les ganglions nerveux régénérés (gn).
- Fig. c - Présence de deux cordons nerveux régénérés (cor) sous l'épiderme dorsal du dernier segment de la souche (coupe transversale). Noter l'absence de réactivité tissulaire à ce niveau.
- Fig. d - Néoformation indifférenciée dans la paroi dorsale de la souche (coupe transversale). Elle est constituée par l'évagination de la paroi dorsale du corps.
fn : fibres nerveuses régénérées ; m : musculature de l'excroissance ; mld : musculature longitudinale dorsale.

Régénération caudale de régénérats "aneurogéniques" chez Nereis

- Fig. e - Régénération 33 jours après la section d'un régénérat chez N. diversicolor (coupe frontale). Le diamètre du régénérat néoformé est inférieur à celui du régénérat souche. Noter l'existence d'une zone de prolifération importante et d'une ébauche de dissépinement (astérisque).
a : anus ; va : vaisseau sanguin anal.
- Fig. f - Régénération 33 jours après la section d'un régénérat chez N. diversicolor (coupe frontale). Seul le pygidium est restitué.
- Fig. g - Régénération 2 mois après la section d'un régénérat de N. pelagica (coupe frontale). Le régénérat néoformé est constitué d'un segment anal et d'une zone prépygidiale non segmenté.
va : vaisseau sanguin anal.

Les flèches indiquent le niveau d'amputation.



BIBLIOTHÈQUE
 Section de
 SCIENCES
 LILLE