

ANNÉE 1985

50376
1985
123

N° d'ordre : 654

50376
1985
123

UNIVERSITÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

THÈSE

présentée
pour obtenir le grade de
Docteur ès Sciences Naturelles

par

Agnès WATTEZ-COMBAZ

Contrôle par la chaîne nerveuse
de l'établissement de la polarité dorso-ventrale
du régénérat caudal chez la *Nereis*
(Annélide Polychète)



Soutenue le 22 juin 1985 devant la Commission d'examen

Président : M. M. DURCHON, Membre Correspondant de l'Académie des Sciences

Directeur du Travail et Rapporteur :

M. B. BOILLY, Professeur à l'Université de Lille

Rapporteurs :

M. Y. THOUVENY, Professeur à l'Université de Marseille

M. A. BART, Professeur à l'Université de Lille

Examineur : M. J. BIERNE, Professeur à l'Université de Reims

DOYENS HONORAIRES DE L'ANCIENNE FACULTE DES SCIENCES

MM. H. LEFEBVRE, M. PARREAU.

PROFESSEURS HONORAIRES DES ANCIENNES FACULTES DE DROIT
ET SCIENCES ECONOMIQUES, DES SCIENCES ET DES LETTRES

MM. ARNOULT, Mme BEAUJEU, BONTE, BROCHARD, CHAPPELON, CHAUDRON, COR-
DONNIER, DECUYPER, DEHEUVELS, DEHORS, DION, FAUVEL, FLEURY, P. GERMAIN,
GLACET, GONTIER, KOURGANOFF, LAMOTTE, LASSERRE, LELONG, Mme LELONG,
LHOMME, LIEBAERT, MARTINOT-LAGARDE, MAZET, MICHEL, PEREZ, ROIG, ROSEAU,
ROUELLE, SCHILTZ, SAVARD, ZAMANSKI.

PROFESSEUR EMERITE

M. A. LEBRUN.

ANCIENS PRESIDENTS DE L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET
TECHNIQUES DE LILLE

MM. M. PARREAU, J. LOMBARD, M. MIGEON.

PRESIDENT DE L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES
DE LILLE

M. J. CORTOIS.

PROFESSEURS - CLASSE EXCEPTIONNELLE

M. CONSTANT Eugène	Electronique
M. FOURET René	Physique du Solide
M. GABILLARD Robert	Electronique
M. MONTREUIL Jean	Biochimie
M. PARREAU Michel	Analyse
M. TRIDOT Gabriel	Chimie appliquée
M. VIVIER Emile	Biologie cellulaire
M. WERTHEIMER Raymond	Physique atomique et moléculaire

PROFESSEURS - 1ère CLASSE

M. BACCHUS Pierre	Astronomie
M. BEAUFILS Jean Pierre	Chimie physique
M. BIAYS Pierre	Géographie
M. BILLARD Jean	Physique du solide
M. BOILLY Bénoni	Biologie

M. BOUGHON Pierre	Algèbre
M. BOURIQUET Robert	Biologie Végétale
M. BREZINSKI Claude	Analyse numérique
M. CELET Paul	Géologie générale
M. CHAMLEY Hervé	Géotechnique
M. COEURE Gérard	Analyse
M. CORDONNIER Vincent	Informatique
M. DEBOURSE Jean Pierre	Gestion des entreprises
M. DYMENT Arthur	Mécanique
M. ESCAIG Bertrand	Physique du solide
M. FAURE Robert	Mécanique
M. FOCT Jacques	Métallurgie
M. GRANELLE Jean Jacques	Sciences Economiques
M. GRUSON Laurent	Algèbre
M. GUILLAUME Jean	Microbiologie
M. HECTOR Joseph	Géométrie
M. LABLACHE-COMBIER Alain	Chimie organique
M. LACOSTE Louis	Biologie végétale
M. LAVEINE Jean-Pierre	Paléontologie
M. LEHMANN Daniel	Géométrie
Mme LENOBLE Jacqueline	Physique atomique et moléculaire
M. LHOMME Jean	Chimie organique biologique
M. LOMBARD Jacques	Sociologie
M. LOUCHEUX Claude	Chimie physique
M. LUCQUIN Michel	Chimie physique
M. MAILLET Pierre	Sciences économiques
M. MIGNOT Fulbert	Analyse numérique
M. PAQUET Jacques	Géologie générale
M. PROUVOST Jean	Minéralogie
M. ROUSSEAU Jean-Paul	Physiologie animale
M. SALMER Georges	Electronique
M. SEGUIER Guy	Electrotechnique
M. SIMON Michel	Sociologie
M. STANKIEWICZ François	Sciences économiques
M. TILLIEU Jacques	Physique théorique
M. VIDAL Pierre	Automatique
M. ZEYTOUNIAN Radyadour	Mécanique

PROFESSEURS - 2ème Classe

M. ANTOINE Philippe	Analyse
M. BART André	Biologie animale
Mme BATTIAU Yvonne	Géographie
M. BEGUIN Paul	Mécanique
M. BELLET Jean	Physique atomique et moléculaire
M. BERZIN Robert	Analyse
M. BKOUICHE Rudolphe	Algèbre
M. BODARD Marcel	Biologie végétale
M. BOSCOQ Denis	Probabilités
M. BRASSELET Jean-Paul	Géométrie et topologie

M. BRUYELLE Pierre	Géographie
M. CAPURON Alfred	Biologie animale
M. CARREZ Christian	Informatique
M. CAYATTE Jean-Louis	Sciences économiques
M. CHAPOTON Alain	Electronique
M. COQUERY Jean-Marie	Psychophysiologie
Mme CORSIN Paule	Paléontologie
M. CORTOIS Jean	Physique nucléaire et corpusculaire
M. COUTURIER Daniel	Chimie organique
M. CROSNIER Yves	Electronique
M. CURGY Jean-Jacques	Biologie
Mlle DACHARRY Monique	Géographie
M. DAUCHET Max	Informatique
M. DEBRABANT Pierre	Géologie appliquée
M. DEGAUQUE Pierre	Electronique
M. DELORME Pierre	Physiologie animale
M. DELORME Robert	Sciences économiques
M. DE MASSON D'AUTUME Antoine	Sciences économiques
M. DEMUNTER Paul	Sociologie
M. DENEL Jacques	Informatique
M. DE PARIS Jean-Claude	Analyse
Mlle DESSAUX Odile	Spectroscopie de la réactivité chimique
M. DEVRAINNE Pierre	Chimie minérale
M. DHAINAUT André	Biologie animale
Mme DHAINAUT Nicole	Biologie animale
M. DORMARD Serge	Sciences économiques
M. DOUKHAN Jean-Claude	Physique du solide
M. DUBOIS Henri	Spectroscopie hertzienne
M. DUBRULLE Alain	Spectroscopie hertzienne
M. DUBUS Jean-Paul	Spectrométrie des solides
M. DUPONT Christophe	Vie de la firme (I.P.A.)
M. FAKIR Sabah	Algèbre
M. FONTAINE Hubert	Dynamique des cristaux
M. FOUQUART Yves	Optique atmosphérique
M. FRONTIER Serge	Ecologie numérique
M. GAMBLIN André	Géographie urbaine, industrielle et démograph
M. GLORIEUX Pierre	Physique moléculaire et rayonnements atmosphé riques
M. GOBLOT Rémi	Algèbre
M. GOSSELIN Gabriel	Sociologie
M. GOUDMAND Pierre	Chimie physique
M. GREGORY Pierre	I.P.A.
M. GREMY Jean-Paul	Sociologie
M. GREVET Patrick	Sciences économiques
M. GUILBAULT Pierre	Physiologie animale
M. HENRY Jean-Pierre	Génie mécanique
M. HERMAN Maurice	Physique spatiale
M. JACOB Gérard	Informatique
M. JACOB Pierre	Probabilités et statistiques
M. JACQUILLAT Bertrand	Gestion
M. JEAN Raymond	Biologie des populations végétales
M. JOFFRE Patrick	Vie de la firme (I.P.A.)
M. JOURNAL Gérard	Spectroscopie hertzienne

M. KREMBEL Jean
M. LANGRAND Claude
M. LATTEUX Michel
Mme LECLERCQ Ginette
M. LEFEVRE Christian
Mlle LEGRAND Denise
Mlle LEGRAND Solange
Mme LEHMANN Josiane
M. LEMAIRE Jean
M. LE MAROIS Henri
M. LHENAFF René
M. LOCQUENEUX Robert
M. LOSFELD Joseph
M. LOUAGE Francis
M. MACKE Bruno

M. MAIZIERES Christian
M. MESSELYN Jean
M. MESSERLIN Patrick
M. MONTEL Marc
Mme MOUNIER Yvonne
Mme N'GUYEN VAN CHI Régine
M. PARSY Fernand
M. PASZKOWSKI Stéphan
Mlle PAUPARDIN Colette
M. PERROT Pierre
M. PERTUZON Emile
M. PONSOLLE Louis
M. PORCHET Maurice
M. POVY Lucien
M. RACZY Ladislas
M. RAOULT Jean-François
M. RICHARD Alain
M. RIETSCH François
M. ROBINET Jean-Claude
M. ROGALSKI Marc
M. ROY Jean-Claude
M. SCHAMPS Joël
Mme SCHWARZBACH Yvette
M. SLIWA Henri
M. SOMME Jean
Mlle SPIK Geneviève
M. STAROSWIECKI Marcel
M. STERBOUL François
M. TAILLIEZ Roger
Mme TJOTTA Jacqueline
M. TOULOTTE Jean-Marc
M. TURREL Georges
M. VANDORPE Bernard
M. VAST Pierre
M. VERBERT André
M. VERNET Philippe
M. WALLART Francis
M. WARTEL Michel
M. WATERLOT Michel
Mme ZINN Justin Nicole

Biochimie
Probabilités et statistiques
Informatique
Catalyse
Pétrologie
Algèbre
Algèbre
Analyse
Spectroscopie hertzienne
Vie de la firme (I.P.A.)
Géographie
Physique théorique
Informatique
Electronique
Physique moléculaire et rayonnements atmosphériques

Automatique
Physique atomique et moléculaire
Sciences économiques
Physique du solide
Physiologie des structures contractiles
Géographie
Mécanique
Analyse numérique
Biologie physiologie végétales
Chimie appliquée
Physiologie animale
Chimie physique
Biologie animale
Automatique
Electronique
Géologie structurale
Biologie animale
Physique des polymères
E.U.D.I.L.
Analyse
Psychophysiologie
Spectroscopie moléculaire
Géométrie
Chimie organique
Géographie
Biochimie
Informatique
Informatique
Génie alimentaire
Mathématiques
Automatique
Spectrochimie infrarouge et Raman
Chimie minérale
Chimie inorganique
Biochimie
Génétique
Spectrochimie infrarouge et Raman
Chimie inorganique
Géologie générale
Algèbre

A la mémoire de mon père

A ma mère

A Christian

AVANT-PROPOS

Il m'est particulièrement agréable, avant de commencer l'exposé de ce travail, de remercier Monsieur le Professeur M. DURCHON, Membre Correspondant de l'Académie des Sciences, qui a su éveiller mon intérêt d'étudiante aux problèmes de la Biologie. Il m'a initiée aux techniques de la Biologie expérimentale et a toujours manifesté beaucoup d'intérêt pour mes recherches. Ses compétences et son honnêteté scientifiques seront toujours pour moi un exemple. Il a su, par ses qualités humaines, m'apporter le soutien moral dont j'avais besoin. Je tiens à lui exprimer ma très profonde et respectueuse reconnaissance pour l'aide amicale qu'il a bien voulu m'offrir.

Monsieur le Professeur B. BOILLY, dont j'ai pu apprécier l'esprit de synthèse, m'a confié un sujet de recherche relatif à la régénération des Annélides. Il a suivi mes premiers pas de chercheur. Je le remercie vivement de m'avoir prodigué ses conseils tout au long de ce travail.

Monsieur le Professeur A. BART, dont les travaux sur la morphogénèse des pattes d'Insectes constituent un modèle d'analyse expérimentale, a bien voulu se joindre à mon jury de thèse. Je lui exprime avec ma profonde admiration, ma sincère gratitude.

Mes plus vifs remerciements vont également à Monsieur le Professeur Y. THOUVENY de la Faculté des Sciences de Marseille-Luminy, pour m'avoir fait l'honneur, malgré ses nombreuses occupations, d'accepter de participer à ce jury. L'analyse de ses recherches sur la régénération des Annélides m'a été d'une précieuse aide. Qu'il veuille trouver ici l'expression de ma respectueuse considération.

Je suis très sensible à l'honneur que me fait Monsieur le Professeur J. BIERNE de la Faculté des Sciences de Reims, en consentant à juger ce travail. Ses recherches sur les Némertes ont notamment contribué à une meilleure connaissance des phénomènes de régénération. Qu'il soit assuré de mon profond respect.

Je tiens à adresser mes remerciements à Monsieur R. GLAÇON qui m'a accueillie avec beaucoup de gentillesse au Laboratoire Maritime de Wimereux lors des récoltes d'animaux.

Je voudrais également remercier les personnes du laboratoire de Biologie Animale qui, chacun à leur manière, m'ont aidée à mener à bien ce travail. Monsieur G. PONCHEL s'est occupé des techniques de microscopie électronique à balayage. Mademoiselle A. ROUSSEAU m'a aidée avec beaucoup de dévouement et de bonne humeur pour les techniques biochimiques. Monsieur F. CHUIN a entretenu régulièrement les élevages. Mademoiselle C. BESSAU a réalisé avec efficacité et pondération la dactylographie de ce mémoire. Madame A. AUGER et Monsieur D. LAZARECKI ont réalisé l'ensemble des reproductions photographiques. Que tous soient assurés de ma sincère et amicale reconnaissance.

Enfin, je ne saurais oublier mon compagnon Christian qui a supporté, avec beaucoup de compréhension, les longs mois de rédaction et de préparation de ce mémoire et a su m'encourager dans les phases difficiles. Il a participé avec une grande efficacité à la réalisation finale du fascicule.

Couverture : "Néréide", Villa romana del Casale, Piazza Armerina, Sicile.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	p.	1
MATERIEL ET TECHNIQUES	p.	5

PREMIERE PARTIE

LA POLARITE DORSO-VENTRALE	p.	11
----------------------------------	----	----

CHAPITRE I - ANALYSE DE LA POLARITE DORSO-VENTRALE D'UN METAMERE	p.	13
--	----	----

I - CARACTERES MORPHOLOGIQUES	p.	14
-------------------------------------	----	----

A - Surface des téguments	p.	14
---------------------------------	----	----

B - Pigmentation du corps	p.	14
---------------------------------	----	----

C - Vaisseaux sanguins	p.	16
------------------------------	----	----

D - Parapodes	p.	16
---------------------	----	----

II - CARACTERES HISTOLOGIQUES	p.	17
-------------------------------------	----	----

A - Epiderme	p.	17
--------------------	----	----

B - Système nerveux	p.	17
---------------------------	----	----

1 - La chaîne nerveuse	p.	17
------------------------------	----	----

2 - Les nerfs segmentaires	p.	18
----------------------------------	----	----

C - Muscles longitudinaux	p.	18
---------------------------------	----	----

D - Organes segmentaires	p.	19
--------------------------------	----	----

III - CONCLUSION	p.	20
------------------------	----	----

CHAPITRE II - ETUDE DE LA REGENERATION CAUDALE NORMALE : ETABLISSEMENT DE LA POLARITE DORSO-VENTRALE	p.	21
---	----	----

I - ETUDE MORPHOLOGIQUE	p.	22
-------------------------------	----	----

A - DEROULEMENT DE LA REGENERATION	p.	22
--	----	----

1 - Cicatrisation	p.	22
-------------------------	----	----

2 - Formation du pygidium	p.	22
---------------------------------	----	----

3 - Mise en place des métamères	p.	23
---------------------------------------	----	----

B - POLARITE DORSO-VENTRALE DES REGENERATS	p.	24
--	----	----

1 - Cas du pygidium	p.	24
---------------------------	----	----

2 - Cas des métamères	p.	24
-----------------------------	----	----

II - ETUDE HISTOLOGIQUE	p. 26
A - DEROULEMENT DE LA REGENERATION	p. 26
1 - Cicatrisation	p. 26
2 - Formation du pygidium	p. 26
3 - Mise en place des métamères	p. 27
B - POLARITE DORSO-VENTRALE DES REGENERATS	p. 30
1 - Cas du pygidium	p. 30
2 - Cas des métamères	p. 31
III - DISCUSSION ET CONCLUSION	p. 32
1 - Modalités de la régénération caudale	p. 32
2 - Rétablissement de la polarité dorso-ventrale dans le régénérat	p. 33
CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE	p. 37

DEUXIEME PARTIE

MISE EN EVIDENCE DU ROLE DE LA CHAINE NERVEUSE DANS L'ETABLISSEMENT DE LA POLARITE DORSO-VENTRALE AU COURS DE LA REGENERATION CAUDALE	p. 38
CHAPITRE III - EXPRESSION DE LA POLARITE DORSO-VENTRALE DES REGENERATS CAUDAUX EDIFIES EN ABSENCE DE CHAINE NERVEUSE	p. 39
I - LA REGENERATION POSTERIEURE EN ABSENCE DE CHAINE NERVEUSE	p. 41
A - TECHNIQUE OPERATOIRE	p. 42
B - RESULTATS	p. 42
1 - Etude morphologique et histologique de la régénération caudale en absence de chaîne nerveuse.	p. 44
a) Etude morphologique	p. 44
α) Déroulement de la régénération	p. 44
β) Aspect des territoires dorsal et ventral des régénérats	p. 47
b) Etude histologique	p. 50
α) Déroulement de la régénération	p. 50
β) Organisation interne des régénérats	p. 52
c) Conclusion	p. 54

2 - Etude des potentialités régénératrices caudales des régénérats édifiés en absence de chaîne nerveuse (aneurogéniques ou partiellement innervés)	p. 54
a) Protocole opératoire	p. 54
b) Résultats	p. 55
c) Discussion	p. 57
II - OBSERVATION DE CAS NATURELS DE FORMATIONS SEGMENTEES DEPOURVUES DE PARAPODES LATERAUX ET DE CIRRES ANAUX	p. 58
A - FORMATIONS CAUDALES	p. 58
1 - Etude morphologique	p. 59
2 - Etude histologique	p. 59
3 - Discussion et conclusion	p. 60
B - FORMATIONS DORSALES	p. 60
1 - Etude morphologique	p. 60
2 - Etude histologique	p. 62
3 - Discussion et conclusion	p. 62
DISCUSSION	p. 63
A - ROLE TROPHIQUE DE LA CHAINE NERVEUSE DANS LA REGENERATION CAUDALE	p. 63
1 - Rôle de la chaîne nerveuse dans l'édification du blastème de régénération	p. 64
2 - Rôle de la chaîne nerveuse dans la vitesse de segmentation	p. 65
3 - Rôle de la chaîne nerveuse dans la croissance segmentaire	p. 66
B - ROLE ORGANISATEUR DE LA CHAINE NERVEUSE DANS L'EXPRESSION DE LA POLARITE DORSO-VENTRALE DU REGENERAT	p. 66
1 - Rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation dorso-ventrale du pygidium	p. 67
2 - Rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation dorso-ventrale des métamères	p. 67
a) Rôle de la chaîne nerveuse dans l'organisation du secteur ventral des métamères	p. 68
b) Rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation des parapodes	p. 70
CONCLUSION	p. 71

CHAPITRE IV - ANALYSE DE LA NATURE DORSALE OU VENTRALE DES TERRITOIRES REGENERES EN ABSENCE DE CHAINE NERVEUSE	p. 72
I - INDUCTIONS PARAPODIALES OBTENUES APRES GREFFE DE SECTEUR DORSAL OU VENTRAL DE REGENERAT ANEUROGENIQUE DANS DES TERRITOIRES DE NATURE DORSALE OU VENTRALE	p. 73
A - PROTOCOLE OPERATOIRE	p. 73
B - RESULTATS	p. 74
1 - Greffe sur la face ventrale du porte-greffe	p. 74
2 - Greffe sur la face dorsale du porte-greffe	p. 75
C - DISCUSSION	p. 75
II - ANALYSE DE LA DIFFERENCIATION DE PARAPODES ET DE PAPILLES PYGIDIALES EN POSITION HETEROTOPIQUE	p. 76
A - PARAPODES NEOFORMES DANS LES REGENERATS CAUDAUX PARTIELLEMENT INNERVES	p. 76
B - NEOFORMATION DE PARAPODES SURNUMERAIRES DANS L'AXE MEDIO-VENTRAL D'UN SEGMENT "DENERVE"	p. 77
1 - Description des néoformations parapodiales surnuméraires observées chez <i>N. diversicolor</i> et <i>N. pelagica</i> après ablation de la chaîne nerveuse et de l'épiderme sous-jacent	p. 78
2 - Obtention, chez <i>N. pelagica</i> , de néoformations parapodiales surnuméraires après ablation de la chaîne nerveuse et d'un volet de paroi de corps médio-ventrale	p. 78
a) Protocole opératoire	p. 78
b) Résultats	p. 80
3 - Discussion	p. 82
C - PRESENCE CHEZ <i>N. PELAGICA</i> D'UN ANNEAU COMPLET DE PAPILLES PYGIDIALES SUR LES REGENERATS ANEUROGENIQUES D' <i>HETERONEREIS</i>	p. 83
III - CONCLUSION	p. 84
CHAPITRE V - EXPRESSION ET ANALYSE DE LA POLARITE DORSO-VENTRALE DES REGENERATS CAUDAUX EDIFIES EN PRESENCE DE DEUX CHAINES NERVEUSES	p. 85
I - ETUDE MORPHOLOGIQUE ET HISTOLOGIQUE DES REGENERATS CAUDAUX EDIFIES EN PRESENCE DE DEUX CHAINES NERVEUSES	p. 86
A - TECHNIQUES OPERATOIRES	p. 86
1 - Greffe d'une chaîne nerveuse supplémentaire en position dorsale	p. 86
2 - Opérations témoins	p. 88

B - RESULTATS	p.	90
1 - Régénération caudale en présence d'une chaîne nerveuse supplémentaire greffée dorsalement	p.	90
a) Régénération après greffe de chaîne nerveuse isolée du tégument : Série + CN	p.	90
b) Régénération après greffe de chaîne nerveuse et de l'épiderme sous-jacent : Série + (CN + E)	p.	91
c) Régénération après greffe d'un fragment de paroi de corps médio-ventrale contenant la chaîne nerveuse : Série + (CN + PV) _{hét}	p.	95
2 - Régénération caudale des témoins	p.	96
a) Régénération en présence d'une chaîne nerveuse greffée ventralement : Séries - CN + CN, - CN + (CN + E) et + (CN + PV) _{hom}	p.	96
b) Régénération en présence d'un fragment de paroi de corps médio-ventrale greffé en position dorsale : Série + PV	p.	96
c) Régénération en l'absence d'un fragment de paroi médio-dorsale de corps : Série - PD	p.	98
d) Régénération en présence d'un fragment de paroi de corps médio-dorsale greffé ventralement à la place d'un fragment de paroi de corps médio- ventrale : Série - PV + PD	p.	99
II - OBSERVATION DE CAS NATURELS PRESENTANT DEUX CHAINES NERVEUSES DANS LEUR REGION CAUDALE	p.	100
A - ETUDE MORPHOLOGIQUE	p.	100
B - ETUDE HISTOLOGIQUE	p.	103
C - CONCLUSION	p.	103
DISCUSSION	p.	105
1 - Conditions de la régénération de la chaîne nerveuse	p.	105
2 - Rôle de la chaîne nerveuse dans l'organisation du régénérat	p.	106
a) Rôle de la chaîne nerveuse dans l'établissement de la polarité dorso-ventrale du régénérat à 2 chaînes nerveuses	p.	106
b) Rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation des structures ventrales supplémentaires	p.	108
CONCLUSION	p.	111
CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE	p.	112

TROISIEME PARTIE

BIOSYNTHESE DES RNA AU COURS DE LA DIFFERENCIATION DES REGENERATS CAUDAUX EDIFIES EN PRESENCE ET EN ABSENCE DE CHAINE NERVEUSE	p. 113
I - ETUDE CINETIQUE COMPAREE DE LA SYNTHÈSE DES RNA AU COURS DE LA REGENERATION CAUDALE EFFECTUEE EN PRESENCE ET EN ABSENCE DE CHAINE NERVEUSE	p. 114
A - TECHNIQUES	p. 114
1 - Opérations	p. 114
2 - Mesure de l'incorporation d'uridine- ³ H	p. 115
B - RESULTATS	p. 115
1 - Evolution du taux d'incorporation d'uridine- ³ H au cours de la régénération effectuée en présence de chaîne nerveuse	p. 116
2 - Evolution du taux d'incorporation d'uridine- ³ H au cours de la régénération effectuée en absence de chaîne nerveuse	p. 117
C - DISCUSSION	p. 118
1 - Evolution de la synthèse des RNA au cours de la régénération postérieure normale	p. 119
2 - Influence de la chaîne nerveuse sur la synthèse des RNA au cours de la régénération caudale	p. 120
II - ETUDE COMPARATIVE DE LA SYNTHÈSE DES RNA DANS DES REGENERATS ENTIERS ET DANS LES SECTEURS DORSAL ET VENTRAL DES REGENERATS CAUDAUX EDIFIES EN PRESENCE ET EN ABSENCE DE CHAINE NERVEUSE	p. 122
A - TECHNIQUES	p. 122
B - RESULTATS	p. 123
1 - Taux d'incorporation d'uridine- ³ H dans les régénérats entiers âgés de 22 à 25 jours édifiés en présence ou en absence de chaîne nerveuse	p. 123
2 - Taux d'incorporation d'uridine- ³ H dans les secteurs dorsal et ventral de régénérats édifiés en présence ou en absence de chaîne nerveuse	p. 124
C - DISCUSSION	p. 125
CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE	p. 128
CONCLUSION GENERALE	p. 129

INTRODUCTION

L'importance de la polarité des tissus situés au niveau du plan d'amputation dans la morphogenèse régénératrice a été démontrée chez de nombreux Invertébrés et Vertébrés. Cette polarité dans le plan transversal est représentée généralement par deux axes : dorso-ventral et antéro-postérieur (cas des membres d'Amphibiens et des appendices d'Arthropodes).

Les conditions tissulaires de la mise en place d'un centre morphogénétique régénérateur ont été définies par l'induction expérimentale de morphogenèses supplémentaires. Selon l'hypothèse de BART (1965a) émise chez l'Insecte *Carausius morosus*, ces dernières ont pu être obtenues par la création artificielle d'un contact de tissus de qualités opposées dans le plan transversal [antérieur/postérieur et(ou) dorsal/ventral]. La morphogenèse induite "agirait en quelque sorte pour séparer de nouveau les faces opposées l'une de l'autre" (BART, 1969).

WOLPERT (1969) a introduit la notion de "valeur de position" : Elle consiste à assigner à chaque cellule d'un ensemble une valeur propre par rapport à celles qui l'entourent. Cette notion a permis à FRENCH, BRYANT et BRYANT (1976) de proposer un modèle explicatif de la genèse d'un centre morphogénétique supplémentaire.

L'induction d'une morphogenèse supplémentaire par la mise en contact de tissus de qualité opposée a pu être obtenue chez les Insectes (BODENSTEIN, 1937 ; BART, 1965 a et b, 1971 ; BOHN, 1965 et 1972 ; BULLIERE, 1970 ; SHAW et BRYANT, 1975 ; FRENCH, 1976), les Aranéides (LHEUREUX, 1970), les Crustacés (HOARAU, 1967 et 1969 ; NOULIN, 1970 et 1971), les Planaires (STEPHAN et SCHILT, 1967 ; SCHILT, 1970), les Amphibiens (ABELOOS et LECAMP, 1931 ; LHEUREUX, 1975, 1977 et 1978 ; BRYANT et ITEN, 1976 ; TANK, 1978 et 1981 ; MADEN, 1982 et 1983 ; HOLDER et WEEKES, 1984) et les Oiseaux (JAVOIS, ITEN et MURPHY, 1981 ; JAVOIS et ITEN, 1982). En ce qui concerne les Annélides, le seul résultat obtenu jusqu'à présent est relatif au Polychète *Nereis pelagica*. Chez cette espèce, le développement d'une morphogenèse parapodiale surnuméraire survient dans tous les cas où l'on associe des parois de corps de faces opposées (dorsale et ventrale) en présence d'une innervation adéquate de la zone de contact hétérologue (BOILLY-MARER, 1969, 1971 a et b).

Ces résultats concernant les conditions de l'apparition d'une morphogenèse supplémentaire ont le plus souvent été étendus aux morphogenèses régénératrices : L'amputation d'une partie du corps rompt la continuité harmo-

nieuse existante et crée des contacts anormaux de tissus à "valeur de position" différente ; cette juxtaposition de tissus hétérologues déclenche un processus de morphogenèse régénératrice pour tenter de reconstituer une harmonie entre les tissus.

A la suite de ces travaux s'est posé le problème de connaître la nature de l'information de position.

Dans cet ordre d'idée, BULLIERE, BULLIERE, MOUNAJI, DE REGGI et GHARIB (1982) ont établi l'existence de différences antigéniques au niveau des membranes cellulaires épidermiques de diverses parties de la patte de l'Insecte *Blaberus craniifer*, ces différences étant en relation avec la position que ces parties occupent autour de l'appendice. Certains travaux suggérant que la vitamine A et ses analogues provoquent des changements dans la composition moléculaire de la membrane cellulaire et (ou) du "cell-coat", leur effet a été étudié chez les Amphibiens. Ainsi, THOMS et STOCUM (1984) ont montré chez *Ambystoma mexicanum* et *Notophthalmus viridescens* que l'acide rétinoïque est capable de transformer les "valeurs de position" de cellules situées dans l'axe proximo-distal et les axes transverses du membre amputé et de provoquer des duplications du membre en régénération.

Une autre manière de déterminer la nature de l'information de position est de rechercher le(s) facteur(s) susceptible(s) de contrôler cette information de position. C'est la voie que nous avons choisie.

Chez les Annélides, l'un de ces facteurs pourrait être la chaîne nerveuse, ce que nous nous sommes proposés de démontrer dans ce travail. En effet, chez ces Invertébrés, la chaîne nerveuse joue un rôle important dans la morphogenèse régénératrice (voir revues de AVEL, 1947 et 1961 ; ABELOOS, 1965 ; HERLANT-MEEWIS et DELIGNE, 1965 ; DURCHON, 1967). Ce rôle de la chaîne nerveuse dans l'organisation du régénérat est souligné par ses effets inducteurs.

C'est dans ce cadre de recherches que nous avons poursuivi nos travaux en nous intéressant à la *Nereis*, Annélide Polychète. Sa capacité à régénérer postérieurement en absence de chaîne nerveuse (HOLMES, 1931 ; BAILEY et BAILEY, 1938) et la possibilité d'y analyser la qualité dorsale ou ventrale d'un territoire par greffes hétérologues (BOILLY-MARER, 1971 a et b) faisaient de cet animal un modèle pour l'étude de l'influence de la chaîne nerveuse dans l'établissement de la polarité dorso-ventrale du régénérat caudal.

Un tel travail exigeait de définir la polarité dorso-ventrale. Son étude a fait l'objet de la première partie de cette thèse, partie qui comprend deux volets : Les éléments de la polarité dorso-ventrale observés dans un métamère intact sont décrits dans le chapitre I ; le chapitre II est consacré au rétablissement de la polarité dorso-ventrale dans les conditions normales de régénération.

La deuxième partie de ce mémoire est consacrée à l'étude expérimentale de la régénération caudale établie en absence de chaîne nerveuse (chapitres III et IV) ou en présence de deux chaînes nerveuses (chapitre V). Elle a pour but d'analyser l'expression de la polarité transversale dans ces deux conditions d'innervation.

Dans la troisième partie de ce travail, et dans le but de rechercher un critère biochimique de la différenciation dorso-ventrale des régénérats, nous avons effectué une étude de la biosynthèse des RNA. Cette dernière a été mesurée, au cours de la régénération postérieure effectuée en présence ou en absence de chaîne nerveuse, dans les régénérats complets et dans chacun des territoires opposés (dorsal et ventral).

MATERIEL ET TECHNIQUES

I. - MATERIEL

Nos recherches ont porté sur deux Annélides Polychètes de la famille des *Nereidae* (*Nereis diversicolor* O.F. Müller et *Nereis pelagica* Linné), récoltées à Ambleteuse (Pas-de-Calais). Ces deux espèces sont capables de régénérer après section du corps, mais uniquement en direction postérieure.

En captivité, les vers sont placés individuellement dans des bocaux en verre contenant 250 ml d'eau de mer filtrée renouvelée tous les 15 jours et recouverts d'un opercule en verre. Ils sont nourris d'Entéromorphes. Des morceaux de papier filtre sont ajoutés à l'eau de mer afin que s'y fixent les mucosités sécrétées par les animaux. La température d'élevage est de $17 \pm 1^\circ\text{C}$ pour *N. diversicolor* et de $14 \pm 1^\circ\text{C}$ pour *N. pelagica*.

Les vers opérés sont de taille moyenne (55 à 80 segments) et n'ont pas encore atteint la maturité génitale ; on sait en effet que la maturation des produits génitaux est corrélative d'une disparition des capacités régénératrices des *Nereidae* (DURCHON et JOLY, 1978).

II. - TECHNIQUES

A - ANESTHESIE

Avant chaque opération ou prélèvement de fragments de ver, les animaux sont plongés dans une solution de chloréthane à 0,1 % dans de l'eau de mer filtrée. L'anesthésie survient au bout de 15 à 20 minutes.

B - TECHNIQUES OPERATOIRES

Toutes les opérations sont pratiquées au minimum 10 jours après la récolte, à la température d'élevage, sous une loupe binoculaire (NACHET) éclairée par des fibres optiques. L'amputation postérieure est obtenue par une section, effectuée à l'aide d'un scalpel, au niveau des 2/3 postérieurs des animaux ; elle peut ou non être précédée de différents types d'opérations (ablations, déviations, greffes de chaîne nerveuse ou de paroi du corps) effectuées sur les quelques segments (2 à 6) situés immédiatement en

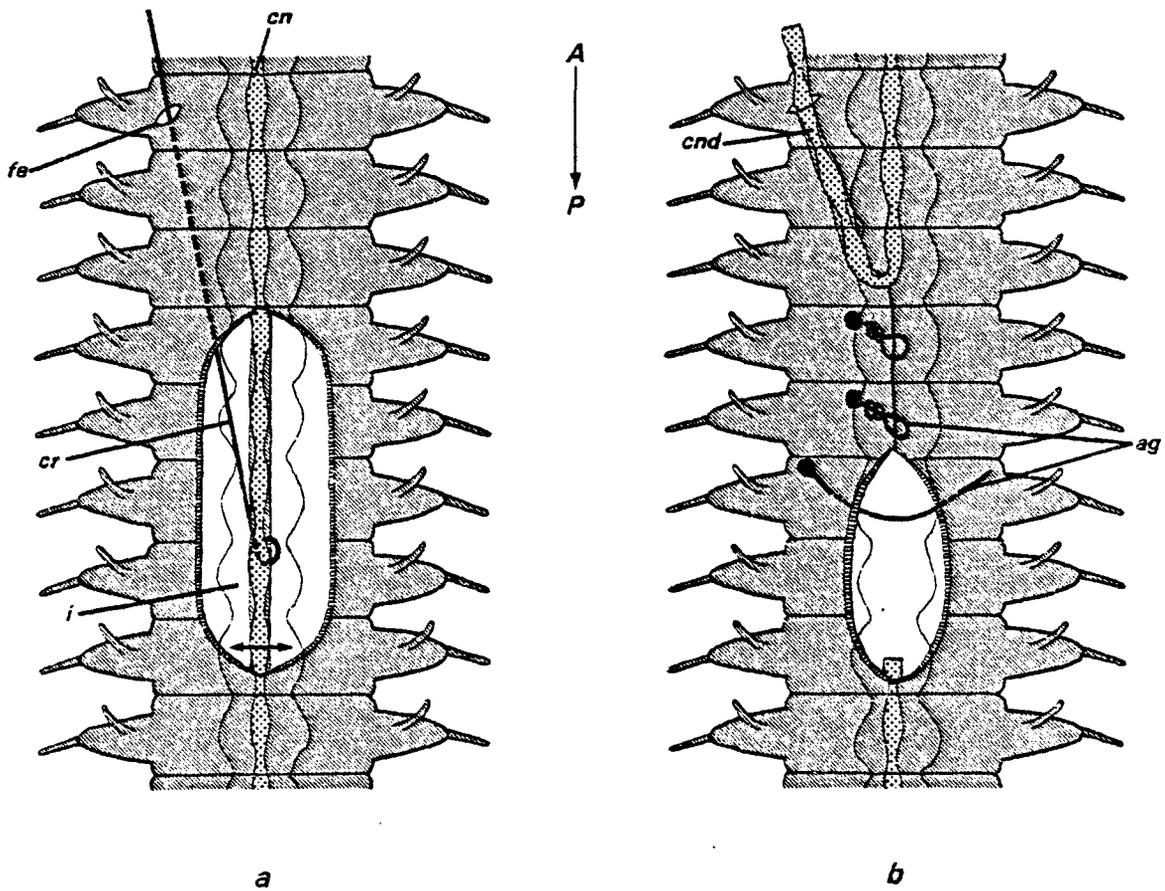


Fig. 1 - Technique d'ablation de la chaîne nerveuse chez *Nereis* :
vue ventrale.

ag : agrafe en argent ; cn : chaîne nerveuse ; cnd : chaîne
nerveuse déviée ; cr : crochet ; fe : fente dans la paroi
du corps ; i : intestin.

↔ : section de la chaîne nerveuse

A → P : axe antéro-postérieur.

avant du plan de section. Nous ne rapporterons ici que la technique d'ablation locale de la chaîne nerveuse qui représente l'opération de base de ce travail (Fig. 1), les autres types d'opérations seront décrits dans les chapitres qui les concernent plus particulièrement.

L'ablation de la chaîne nerveuse est effectuée sur 3 à 5 segments de longueur, par découpage d'une mince languette de paroi du corps en incisant celle-ci de chaque côté de la chaîne nerveuse à l'aide de ciseaux de Pascheff-Wolf MC 19 (MORIA). La chaîne nerveuse est sectionnée transversalement à l'extrémité postérieure des incisions (Fig. 1 a). L'étroit fragment de paroi de corps la contenant est détaché de ses adhérences avec la musculature oblique et le mésentère ventral contenant le vaisseau sanguin ventral. Afin d'éviter la régénération de la chaîne nerveuse, son extrémité postérieure est amenée en direction antérieure, à l'aide d'une aiguille de tungstène effilée et recourbée en crochet, par une fente pratiquée 3 segments en avant de la zone dépourvue de chaîne nerveuse (Fig. 1 a). Les deux bords de la plaie médio-ventrale sont suturés à l'aide d'agrafes en fil d'argent de 0,07 mm de diamètre (Fig. 1 b).

C - TECHNIQUES HISTOLOGIQUES

1 - Microscopie photonique

* Les fragments de *Nereis* destinés à l'examen histologique sont fixés au Bouin-Hollande sans acide acétique. Après inclusion dans la paraffine (60-62°C), les blocs sont débités en coupes sériées d'une épaisseur de 5 à 7 µm. Les colorations topographiques les plus couramment employées ont été la triple coloration de Prenant (Trioxyhématéine ferrique-éosine-vert lumière) et l'Azan.

* La localisation et le développement du système nerveux dans la souche et dans le régénérat, après simple amputation et après amputation d'une zone dépourvue de chaîne nerveuse, ont été appréciés par une méthode de détection de l'activité cholinestérasique [Technique de KOELLE et FRIEDENWALD (1949) modifiée par GWYN et HEARDMANN (1965) et adaptée à *N. pelagica* par DHAINAUT-COURTOIS (1977)]. Après fixation au

formaldéhyde salé à 10 % pendant 4 heures à 4° C, des coupes de 80 à 100 µm d'épaisseur sont obtenues au microtome à congélation. Elles sont mises à incuber pendant 90 minutes à la température ambiante dans un substrat renfermant de l'acétylthiocholine dont la composition est la suivante :

- Sulfate de cuivre 0,1 M 1 partie
- Glycocolle 0,5 M 1 partie
- Tampon acétate 0,1 M 25 parties
- Liquide surnageant obtenu après centrifugation
(3500 t/mn) du mélange iodure d'acétylthiocholine à
2 % (3 parties) + sulfate de cuivre 0,1 M
(4 parties) 4 parties.

La révélation, d'une durée de 2 minutes, s'effectue dans une solution de sulfate d'ammonium à 5 %.

2 - Microscopie électronique à transmission

Les pièces sont fixées pendant 4 heures à 4°C dans une solution de glutaraldéhyde (TAAB) à 2,3 % dans un tampon phosphate 0,2 M à pH 7,2 puis lavées une nuit dans la même solution tampon. Elles subissent alors une post-fixation par le tétroxyde d'osmium à 1 % (LYON-ALEMAND LOUYOT) dans un tampon phosphate 0,2 M à pH 7,2 à la température du laboratoire pendant 90 minutes.

La déshydratation s'effectue dans des bains d'acétone de degré croissant, les échantillons étant finalement inclus dans l'araldite.

Les coupes sont obtenues à l'ultramicrotome PORTER-BLUM MT₁ équipé de couteaux de verre. Les coupes semi-fines sont colorées au bleu azur à 0,1 % ou au bleu de Toluidine à 2 %. Les coupes ultrafines, recueillies sur grilles nues, sont contrastées à l'acétate d'uranyle puis au citrate de plomb selon REYNOLDS (1963). Elles sont ensuite observées au microscope SIEMENS Elmiskop I.

D - TECHNIQUES DE MICROSCOPIE ELECTRONIQUE A BALAYAGE

Les pièces sont fixées, lavées et post-fixées comme pour la microscopie électronique à transmission, seuls les temps changent : 1 heure pour la glutaraldéhyde et 15 minutes pour le tétroxyde d'osmium. Après un lavage très soigneux (7 à 8 bains rapides) dans de l'eau bidistillée passée sur filtres MILLIPORE, on effectue une lyophilisation d'une durée de 7 heures.

Les échantillons collés sur un porte-objet sont recouverts d'une fine pellicule du mélange or-palladium (60 % - 40 %) par métallisation sous vide et observés au microscope à balayage Stereoscan MKIIa (CAMBRIDGE).

E - TECHNIQUES BIOCHIMIQUES

La synthèse de RNA dans les régénérats est appréciée par l'incorporation d'uridine tritiée.

1 - Injection du précurseur

Les animaux en expérience subissent une injection unique, dans la cavité coelomique, de 4 μ Ci à 6 μ Ci de solution d'uridine-³H (activité spécifique : 24 Ci/m.mol, CEA Saclay) à l'aide d'une seringue HAMILTON (n° 701).

2 - Mesure de l'incorporation d'uridine-³H dans les RNA

Après 5 à 6 heures d'incubation à la température de l'élevage, les échantillons (régénérats entiers ou non ; segments témoins) sont prélevés sur chaque animal en expérience. Chaque échantillon est homogénéisé séparément dans 1 ml d'eau distillée à 4°C à l'aide d'un broyeur de POTTER-ELVEHJEM (avec piston en téflon). Le piston et le tube sont rincés avec 1 ml d'eau distillée qui complète à 2 ml l'échantillon homogénéisé, déposé dans un tube à essai placé dans de la glace pilée.

La quantité de protéine de chaque échantillon est dosée sur une aliquote de l'homogénat (300 à 1000 μ l suivant les séries) soit par la méthode de LOWRY, ROSEBROUGH, FARR et RANDALL (1951) modifiée par MARKWELL, HAAS, BIEBER et TOLBERT (1978) soit par la microméthode de dosage des protéines selon BRADFORD (1976).

La fraction acido-insoluble du reste de l'homogénat (1000 à 1700 μ l) est précipitée avec 1/10 de son volume (100 à 170 μ l) d'acide trichloroacétique à 100 % (TCA) pendant 15 minutes à 0°C. Le précipité obtenu est lavé à trois reprises sur un filtre en microfibrilles de verre (WHATMAN GF/C) avec du TCA à 5 %. Le filtre séché est introduit avec 6 ml de liquide scintillant (Lipoluma) dans un pilulier de comptage. La radioactivité des échantillons est quantifiée en c.p.m. d'uridine-³H incorporée par microgramme de protéine, à l'aide d'un compteur à scintillation Rack Beta (LKB, WALLAC 1215). L'expression "synthèse de RNA", que nous utilisons par la suite, correspondra à l'incorporation d'uridine-³H dans les RNA.

Tout au long de nos expériences, nous avons vérifié systématiquement que l'uridine-³H est incorporée uniquement dans les RNA et non pour une partie dans les DNA. Ce contrôle est réalisé de la façon suivante :

La moitié de l'homogénat destinée au comptage des échantillons (850 μ l) est traitée par 410 μ l de KOH,N pendant 16 à 24 heures à 37°C. Cette fraction de l'homogénat est ensuite précipitée avec 100 μ l de TCA, comme précédemment. Le RNA étant hydrolysé, on ne recueille sur les filtres que le DNA. Ainsi, si de la radioactivité est enregistrée sur ceux-ci, elle sera due à la transformation de l'uridine-³H en thymidine-³H ; il faudra donc soustraire cette radioactivité (exprimée en nombre de c.p.m) de celle obtenue dans l'autre moitié de l'homogénat.

PREMIERE PARTIE
LA POLARITE DORSO-VENTRALE

Dans cette première partie, nous analyserons la polarité dorso-ventrale des *Nereidae*. Nous considèrerons d'abord l'animal intact chez lequel nous décrirons les éléments assurant cette polarité (Chapitre I) puis nous étudierons la mise en place de celle-ci au cours de la régénération caudale normale (Chapitre II). Nous rappellerons que le corps des *Nereidae* se compose d'une succession de segments constituant 3 zones : le prostomium, le métastomium et le pygidium.

- Le prostomium représente le segment céphalique.

- Le métastomium, entièrement métamérisé, est composé de nombreux segments (= métamères). Ceux-ci, exception faite du premier (= péristomium), portent de chaque côté un parapode. Ils sont séparés les uns des autres par un dissépiment marqué par un repli cuticulaire. La limite entre 2 segments consécutifs constitue un intersegment.

- Le pygidium constitue le dernier segment du corps ; il porte 2 cirres anaux (= pygidiaux) dirigés postérieurement en position ventro-latérale.

CHAPITRE I

ANALYSE DE LA POLARITE DORSO-VENTRALE D'UN METAMERE

Chaque métamère apparaît constitué de deux territoires caractéristiques, un dorsal et un ventral, séparés par des parapodes latéraux. Une représentation schématique des caractères morphologiques et histologiques typiques à chacun des deux territoires opposés (dorsal et ventral) d'un segment normal est donnée dans la figure 2. L'étude de la polarité transversale (dorso-ventrale) d'un segment intact du corps a constitué un point de départ pour nos recherches sur le déterminisme de son rétablissement au cours de la régénération postérieure. Effectuée sur des segments situés au niveau où les opérés seront amputés de leur queue, elle a été envisagée d'un point de vue morphologique et histologique. Néanmoins, l'ensemble des caractères qui seront décrits pour un territoire donné (dorsal ou ventral) n'ayant vraisemblablement pas la même signification quant au positionnement de ce territoire, il nous appartiendra de déterminer dans la deuxième partie de ce mémoire, à la vue des résultats expérimentaux obtenus, lesquels constituent les véritables critères de différenciation territoriale dorsale ou ventrale.

I. - CARACTERES MORPHOLOGIQUES

A - SURFACE DES TEGUMENTS

Le territoire dorsal présente une surface nettement convexe, constituée par une bande tégumentaire située entre les deux rangées de parapodes. La surface du territoire ventral quant à elle est pratiquement plane ; elle présente une légère dépression médiane avec un repli cuticulaire plus ou moins marqué au niveau de la chaîne nerveuse qui, de couleur blanche, est le plus souvent visible par transparence (Pl. I, fig. a).

B - PIGMENTATION DU CORPS

Dû à un grand nombre de granules pigmentaires noirs, le tégument de la face dorsale est moins clair que celui de la face ventrale (Pl. I, fig. b et c).

De part et d'autre du vaisseau sanguin longitudinal, le territoire dorsal présente également une pigmentation claire due à la présence de granules blanc jaunâtres situés sur la face interne de la paroi du corps.

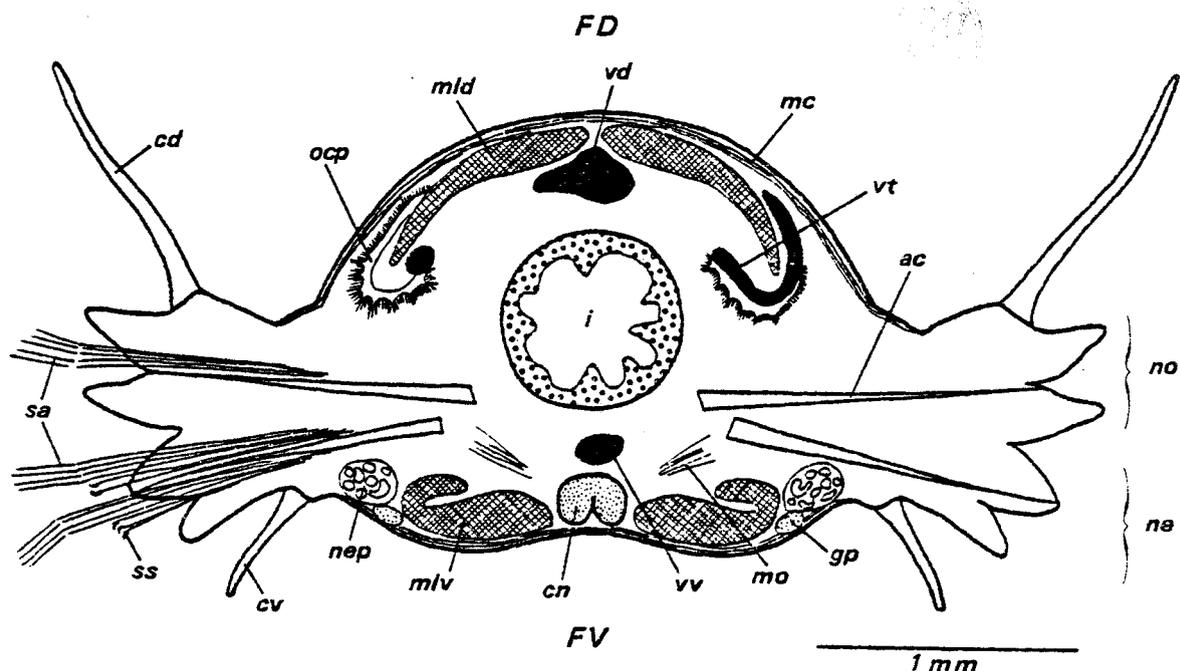


Fig. 2 - Coupe transversale schématique d'un segment sétigère de *Nereis*.

ac : acicule ; cd : cirre parapodial dorsal ; cn : chaîne nerveuse ;
 cv : cirre parapodial ventral ; FD : face dorsale ; FV : face
 ventrale ; gp : ganglion pédieux ; i : intestin ; mc : muscles
 circulaires ; mld : muscle longitudinal dorsal ; mlv : muscle
 longitudinal ventral ; mo : muscle oblique ; ne : neuropode ;
 nep : néphridie ; no : notopode ; ocp : organe cilio-phagocytaire ;
 sa : soies à arêtes ; ss : soies terminées par des serpes ; vd :
 vaisseau sanguin longitudinal dorsal ; vt : vaisseau sanguin
 transversal ; vv : vaisseau sanguin longitudinal ventral.

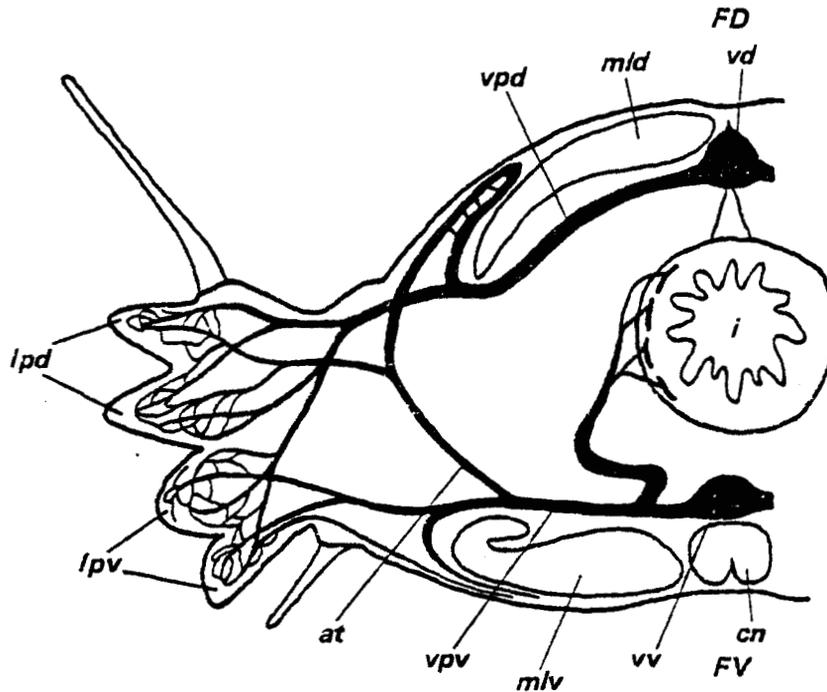


Fig. 3 - Demie coupe transversale schématique d'une *Nereis* figurant l'appareil circulatoire (d'après FAUVEL, 1959) ; les vaisseaux sanguins sont représentés en noir.

at : anse vasculaire transversale ; cn : chaîne nerveuse ;
 FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; i : intestin ;
 lpd : languette parapodiale dorsale ; lpv : languette parapodiale ventrale ; mld : muscle longitudinal dorsal ; mlv : muscle longitudinal ventral ; vd : vaisseau sanguin longitudinal dorsal ; vpd : vaisseau sanguin pédieux dorsal ; vpv : vaisseau sanguin pédieux ventral ; vv : vaisseau sanguin longitudinal ventral.

Chez *N. pelagica*, cette pigmentation est essentiellement localisée en une petite plage médio-dorsale située immédiatement en arrière de chaque dissépiment ; elle cache en partie le vaisseau sanguin dorsal sur une longueur équivalente à environ 1/3 de segment (Pl. I, fig. b). Parfois, on observe également des granules pigmentaires clairs dans les secteurs latéraux de la paroi dorsale du corps ainsi que sur la rame dorsale des parapodes. Cependant, on ne relève en aucun cas de pigments clairs sur le territoire ventral d'un segment.

C - VAISSEAUX SANGUINS

1 - Vaisseaux longitudinaux

Deux vaisseaux sanguins longitudinaux traversent les métamères. Ils sont bien visibles grâce à la couleur rouge de l'hémoglobine dissoute dans le plasma sanguin.

- Le vaisseau médio-dorsal, rectiligne (Pl. I, fig. b), présente des secteurs contractiles qui entraînent le sang de l'arrière vers l'avant du corps.

- Le vaisseau médio-ventral, de diamètre constant, zigzague sous la chaîne nerveuse. Le sang y circule antéro-postérieurement avec un débit régulier.

2 - Vaisseaux transversaux

Chaque parapode est irrigué par un vaisseau dorso-pédieux et par un vaisseau ventro-pédieux se ramifiant dans les languettes pédieuses (Fig. 3). Ces deux vaisseaux sont reliés par une grosse anastomose et forment des anses vasculaires transversales mettant en communication les deux vaisseaux longitudinaux ; ces derniers communiquent en outre avec le plexus intestinal par des petits vaisseaux (FAUVEL, 1959).

D - PARAPODES

Chaque métamère présente de chaque côté du corps une expansion latérale appelée parapode. Un parapode comprend deux rames disposées dans un plan transversal : une dorsale (notopode) située dans le prolongement du secteur dorsal et une ventrale (neuropode) localisée

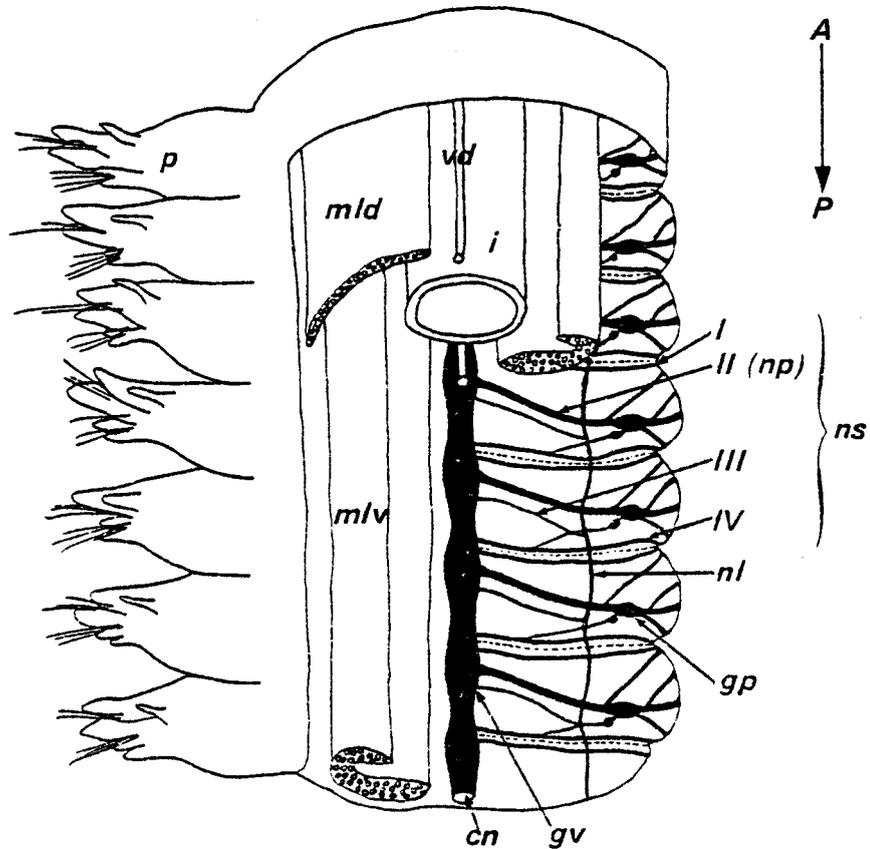


Fig. 4 - Anatomie, chez *Nereis*, de la chaîne nerveuse et des nerfs segmentaires dans quelques segments (d'après SMITH, 1957).

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 longitudinal ; np : nerf parapodial ; ns : nerfs segmentaires (I, II, III, IV) ; p : parapode ; vd : vaisseau sanguin dorsal.

A → P : axe antéro-postérieur de l'animal.

dans le prolongement du secteur ventral du corps. Chaque rame, maintenue par un acicule rigide, comprend deux lobes (Pl. I, fig. d) et un mamelon sétigère supportant des soies disposées en faisceaux (Fig. 2). L'article terminal des soies dorsales se présente sous la forme d'une longue arête dentelée ; les soies ventrales sont terminées les unes en arête, les autres par un court article en forme de serpe (FAUVEL, 1959). L'orientation dorso-ventrale du parapode est, en outre, signalée par l'existence d'un cirre dorsal plus long que le cirre ventral.

II. - CARACTERES HISTOLOGIQUES

A - EPIDERME

La paroi du corps est limitée par un épiderme recouvert d'une cuticule. L'épiderme, constitué d'une seule couche cellulaire, présente un aspect alvéolaire dû aux deux types de cellules le composant : cellules de soutien et cellules à mucus. Selon SMITH (1957), les deux surfaces épidermiques diffèrent par leur innervation, l'épiderme ventral renfermant un plus grand nombre de cellules sensorielles que l'épiderme dorsal.

B - SYSTEME NERVEUX (Fig. 4)

La présence de la chaîne nerveuse et des principaux cordons nerveux caractérise le territoire ventral. Dans chaque segment, on distingue ventralement une paire de ganglions accolés, appartenant à la chaîne nerveuse médiane, et les nerfs segmentaires I, II (pédieux ou parapodial), III et IV (SMITH, 1957).

1 - La chaîne nerveuse

Située au dessus de l'épiderme ventral, à proximité immédiate de celui-ci, elle est constituée d'un coeur fibreux (neuropile), d'un anneau cellulaire renfermant les périkaryons neuraux et d'un cortex glial externe composé de cellules et de fibres gliales (SMITH, 1957 ; BASKIN, 1971 a et b). Une lame neurale (= basale) la sépare de la cavité coelomique. Des muscles longitudinaux supraneuraux tapissent la face supérieure de la chaîne nerveuse et des muscles obliques s'insèrent dans sa partie ventro-latérale (Pl. I, fig. e). Une lame neurale entoure les connectifs interganglionnaires et les sépare ainsi de l'épiderme en laissant une petite

zone de cavité coelomique entre l'épiderme et les connectifs de la chaîne nerveuse. Par contre, au niveau des ganglions de la chaîne nerveuse, on ne distingue pas de lame neurale entre le cortex glial externe ventral et la zone épidermique médiane sous-jacente ; il existerait donc à ce niveau une continuité entre ces deux tissus, ce qui est conforme aux observations de BASKIN (1971 c).

2 - Les nerfs segmentaires

Ils présentent une direction transversale. Leur description en a été effectuée par SMITH (1957).

- Les nerfs I et IV sont disposés respectivement immédiatement en arrière et en avant de chaque dissépiment.

- Les nerfs II, les plus gros, sont situés sur le 1/3 antérieur du segment. Ils s'épaississent latéralement à la base de chaque parapode en un ganglion pédieux (parapodial) (Pl. II, fig. a et b). Chaque nerf se divise ensuite en deux branches, une dorsale et une ventrale, innervant les deux rames du parapode. La portion médiane préganglionnaire du nerf II chemine entre l'épiderme et la musculature pariétale (Pl. II, fig. b).

- Les nerfs III, très fins, émergent des ganglions de la chaîne ventrale légèrement en arrière des nerfs pédieux.

C - MUSCLES LONGITUDINAUX

Quatre faisceaux de muscles longitudinaux (2 dorsaux et 2 ventraux) sont disposés respectivement de part et d'autre du vaisseau sanguin longitudinal dorsal et de la chaîne nerveuse ventrale (Fig. 2 et Pl. I, fig. d). Chaque faisceau musculaire est situé contre la musculature circulaire pariétale dans sa portion centrale et médio-latérale. L'extrémité latérale du faisceau, généralement effilée, est détachée de la paroi du corps (Pl. II, fig. a).

Les faisceaux dorsaux et ventraux contiennent les mêmes fibres musculaires, mais leur agencement est différent :

- Les faisceaux dorsaux sont constitués d'une bandelette étroite de fibres disposée en arc de cercle, dont l'extrémité périphérique plonge

dans la cavité coelomique.

- Les faisceaux ventraux, plus épais dans leur partie médiane, présentent une extrémité latérale repliée vers la portion médiane du faisceau.

D - ORGANES SEGMENTAIRES

On distingue dans chaque segment une paire de néphridies et une paire d'organes cilio-phagocytaires. Ces deux types d'organes sont indépendants l'un de l'autre et occupent une position différente dans le plan transversal : ventrale pour les néphridies et dorsale pour les organes ciliés (Fig. 2 et Pl. II, fig. a).

1 - Néphridies

GOODRICH (1893 et 1945) chez *N. diversicolor* et FAGE (1906) chez *Perinereis cultrifera* en ont effectué une étude descriptive. Elles se composent de l'intérieur vers l'extérieur de quatre zones :

- Un entonnoir cilié (= néphrostome) s'ouvrant dans la cavité coelomique, du segment antérieur ;
- Un canal néphrostomien cilié postseptal qui traverse le dissépiment ;
- Un sac néphridial ovoïde de grande taille (100 à 200 µm de diamètre) contenant le canal néphridial cilié ;
- Un court canal non cilié faisant suite au sac néphridial et aboutissant au néphridiopore situé à la base du parapode.

La néphridie est facilement repérable sur coupes histologiques par son grand sac néphridial disposé ventro-latéralement. Celui-ci est localisé dans le 1/3 antérieur du segment (Pl. I, fig. a), entre le faisceau musculaire longitudinal et le cirre parapodial ventral, immédiatement au-dessus du ganglion pédiex (Pl. II, fig. a, b et c).

2 - Organes cilio-phagocytaires

Découverts par GOODRICH (1895) et décrits par FAGE (1906), ces organes sont en continuité dans leur partie supérieure avec la somatopleure et dans leur partie inférieure avec le dissépiment. Ils s'étendent sur la moitié postérieure de chaque segment jusqu'au dissépiment

(Pl. II, fig. d). En forme de gouttière dont la paroi est constituée d'une assise de cellules à noyau ovoïde de grande taille, ils présentent deux faces (Pl. II, fig. e et f) :

- La face concave (interne), limitée par une membrane basale, s'applique aux muscles longitudinaux dorsaux et adhère d'un côté au vaisseau sanguin dorso-latéral (= dorso-pédieux) ;

- La face convexe présente des crêtes séparées par de profonds sillons tapissés de nombreux cils battant dans la cavité coelomique.

III. - CONCLUSION

La polarité dorso-ventrale des segments du corps se manifeste :

- morphologiquement dans l'aspect de la surface tégumentaire, la répartition des pigments et la forme des 2 rames parapodiales ;

- anatomiquement dans la disposition de certaines structures (chaîne nerveuse, néphridies, organes cilio-phagocytaires) ou dans la forme de celles-ci (faisceaux musculaires longitudinaux).

CHAPITRE II

ETUDE DE LA REGENERATION CAUDALE NORMALE :
ETABLISSEMENT DE LA POLARITE DORSO-VENTRALE

La majorité des animaux amputés de leur queue (96,8 % chez *N. diversicolor*, 97,8 % chez *N. pelagica*) régénère postérieurement. Dans ce cas de régénération que l'on qualifiera de normale, la zone caudale amputée se reconstitue dans sa plus grande partie ; toutefois, le nombre de segments régénérés étant toujours inférieur à celui des segments éliminés par la section, la régénération est dite hypomérique.

On constate, chez un faible pourcentage d'opérés, une absence de régénération pendant toute la durée de l'expérience, bien que ces animaux cicatrisent dans un délai normal.

Dans ce chapitre, nous envisagerons la régénération caudale normale successivement sur les plans morphologique et histologique en décrivant son déroulement avant de considérer la structure et plus particulièrement la polarité dorso-ventrale du régénérat âgé d'un mois au moins.

I. - ETUDE MORPHOLOGIQUE

A - DEROULEMENT DE LA REGENERATION

Il est résumé dans le tableau I (cas de *N. diversicolor*).

Trois étapes caractérisent la régénération normale : la cicatrisation, la formation du pygidium et la mise en place des métamères (COMBAZ et BOILLY, 1974).

1 - Cicatrisation

Immédiatement après l'amputation, la paroi intestinale sectionnée vient en contact avec le tégument proche de la section. La soudure entre ces deux parois survient 2 à 3 jours plus tard.

2 - Formation du pygidium

a) Edification du blastème de régénération

Dans un délai de 5 à 6 jours après l'amputation, un blastème annulaire non pigmenté, traversé par l'intestin, est édifié au niveau de la jonction des tissus impliqués dans la cicatrisation.

b) Différenciation du blastème de régénération

Le vaisseau sanguin péréal apparaît à la base du blastème (6 à 8 jours après l'amputation et parfois même 4 jours après l'amputation dans le cas de *N. pelagica*) puis l'orifice intestinal

TABLEAU I

Etude chronologique de la régénération postérieure chez *Nereis diversicolor* après amputation simple (régénération normale).

Etapes de la régénération postérieure	Stades successifs	Date d'apparition des différents stades* (nombre de jours après la section)
Cicatrisation	-	2 - 3
Formation du pygidium	- Edification du blastème de régénération	5 - 6
	- Différenciation et croissance du blastème de régénération	
	. Différenciation du segment pygidial	
	- Apparition du vaisseau sanguin périanal	6 - 8
	- Différenciation de la musculature pygidiale	7 - 8
Mise en place des métamères	. Différenciation des cirres anaux	
	- Apparition des 2 mamelons anaux	6 - 8
	- Apparition des ébauches de cirres anaux	7 - 8
	. Croissance du pygidium (achevée)	13 - 15
	- Apparition de la zone de prolifération	8 - 9
Mise en place des métamères	- Différenciation et croissance des métamères	
	. Segmentation du régénérat (apparition des dissépiments)	
	- Dissépiments 1 et 2	9 - 11
	- Dissépiments 3, 4 et 5	12 - 18
	- Dissépiments 6, 7, 8 et 9	18 - 28
	- Dissépiments 10, 11, 12, 13 et 14	30 - 60
	. Différenciation parapodiale	
	- Apparition des 1ères ébauches parapodiales	12 - 15
	- Apparition des 1ers cirres parapodiaux	13 - 16
	- Apparition d'acicules et de soies sur les 1ers segments néoformés	18 - 20
	. Croissance segmentaire (achevée) (longitudinale et transversale)	60 - 70

* Les temps indiqués correspondent aux délais observés dans la majorité des cas (il n'a pas été tenu compte des animaux présentant des retards considérables dans les délais d'apparition des différents stades de la régénération).

jusqu'alors béant se rétrécit sous l'effet de la contraction du sphincter anal. Simultanément, s'individualisent dans la partie ventrale du blastème, deux petits mamelons distaux sur lesquels se différencient rapidement les ébauches des cirres anaux. Environ 13 à 15 jours après l'amputation, le régénérat a la morphologie typique d'un pygidium dont la croissance et la différenciation sont achevées.

3 - Mise en place des métamères

La croissance du régénérat s'effectue simultanément à sa différenciation.

a) Apparition de la zone de prolifération

L'allongement du régénérat se manifeste tout d'abord (8 à 9 jours après l'amputation) par l'apparition d'une petite zone claire prépygidiale qui représente la zone de prolifération (zone de croissance).

b) Différenciation et croissance des métamères

α) Différenciation

Deux phases se succèdent au cours de cette différenciation : la segmentation du régénérat et la différenciation des parapodes.

* Segmentation du régénérat

Les premiers dissépiments visibles par transparence apparaissent entre la zone de croissance prépygidiale et le dernier segment de la souche, 9 à 11 jours après la section chez *N. diversicolor* et 8 à 9 jours après la section chez *N. pelagica*. Les premiers segments formés sont repoussés vers l'avant au fur et à mesure que de nouveaux segments se différencient (Pl. III, fig. a), les segments les plus postérieurs étant toujours les plus jeunes. Un mois après l'amputation, le nombre de segments régénérés varie de 0 à 12 chez *N. diversicolor* (Pl. III, fig. b) et de 6 à 15 chez *N. pelagica* (Pl. III, fig. d et e).

* Différenciation des parapodes

Pendant que le régénérat continue de se segmenter, les ébauches des parapodes apparaissent dans les premiers segments néoformés, 12 à 15 jours après l'amputation (Pl. III, fig. a). Ces ébauches se présentent sous la forme de deux petites saillies ventro-latérales, situées de chaque côté de l'axe médian et à proximité de celui-ci. Ces

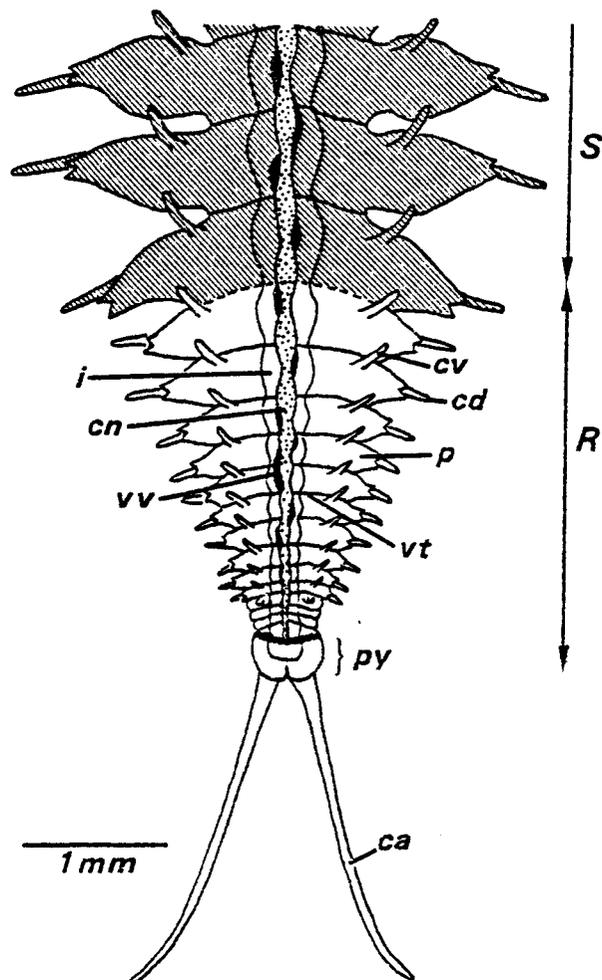


Fig. 5 - Régénération caudale en présence de chaîne nerveuse chez *Nereis* : vue ventrale d'un régénérat, 30 jours après l'amputation.

ca : cirre anal ; cd : cirre dorsal ; cn : chaîne nerveuse ;
 cv : cirre ventral ; i : intestin ; p : parapode ; py : py-
 gidium ; R : régénérat ; S : souche ; vt : vaisseau sanguin
 transversal ; vv : vaisseau sanguin ventral.

protubérances augmentent de taille et différencient chacune un cirre parapodial : l'ébauche des cirres dorsaux et ventraux s'individualise ainsi successivement sur la protubérance la plus latérale puis sur la protubérance la plus médiane (Pl. III, fig. c). Les lobes parapodiaux et les acicules se différencient ensuite à partir des ébauches primitives. L'apparition des soies achève le processus d'organisation parapodiale 18 à 20 jours après l'amputation. Le segment qui porte ces parapodes est alors qualifié de sétigère.

β) Croissance

.....
Dès que le premier dissépiment se différencie (9 à 10 jours après la section), le segment néoformé, très petit, s'allonge et s'élargit rapidement jusqu'à 16 à 18 jours après l'amputation. Son accroissement va ensuite se ralentir et se poursuivre à un rythme inférieur. Le premier segment néoformé atteindra la taille du dernier segment de la souche 2 mois environ après la section. Les segments régénérés vont se succéder depuis la base jusqu'à l'apex du régénérat selon une taille décroissante. Il en résulte que le régénérat obtenu, terminé par un pygidium portant deux cirres, présente une forme tronconique (Fig. 5).

B - POLARITE DORSO-VENTRALE DES REGENERATS

1 - Cas du pygidium (Fig. 6)

Le pygidium néoformé est identique à celui d'un animal intact. On y observe, situé légèrement en retrait des mamelons ventraux, un sphincter anal présentant des replis tégumentaires longitudinaux aboutissant à l'anus. Les deux secteurs opposés du pygidium sont aisément distinguables : le secteur ventral (Pl. III, fig. c) repose sur deux coussins séparés par un profond sillon médian et terminés par deux mamelons distaux d'où s'échappent deux longs cirres (1 à 2 mm).

2 - Cas des métamères

La segmentation s'établissant antéro-postérieurement, les segments du régénérat présentent, de l'apex à la base, une différenciation de plus en plus avancée. Cette disposition offre la possibilité d'observer

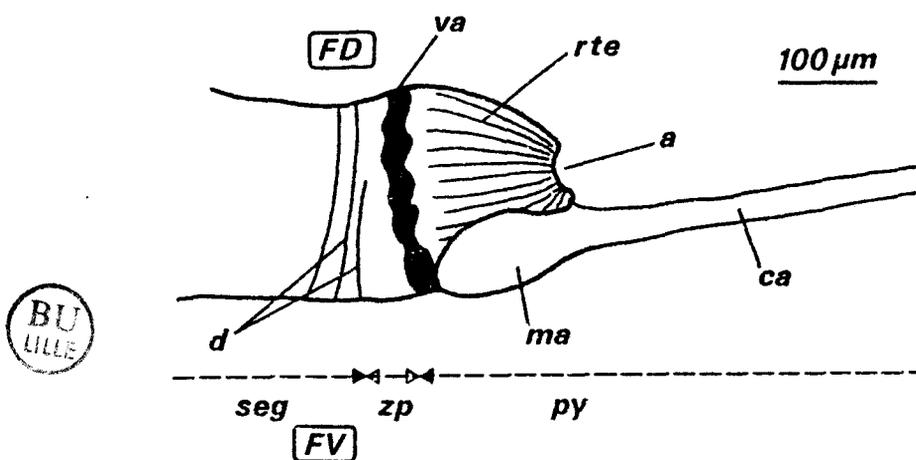


Fig. 6 - Vue de profil chez *Nereis* de l'extrémité postérieure d'un régénérat caudal normal.

a : anus ; ca : cirre anal ; d : dissépiment ; FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; ma : mamelon anal ; py : pygidium ; rte : replis tégumentaires ; seg : segments ; va : vaisseau sanguin anal ; zp : zone de prolifération.

sur un même régénérat l'apparition et l'évolution des différentes structures.

a) Surface des téguments

Comme dans la souche, on observe sur tous les segments du régénérat une dissymétrie entre la face dorsale arrondie et la face ventrale plus plane.

b) Pigmentation du corps

* Le régénérat se distingue de la souche par sa couleur claire due au jeune âge des segments néoformés. Il y est par là même rarement possible d'apprécier les différences de pigmentation sombre entre les faces dorsale et ventrale.

* La pigmentation blanc jaunâtre, typique de la face dorsale se rétablit progressivement dans les segments régénérés. Absente sur les tous derniers segments régénérés, sa zone de répartition, d'abord réduite, s'étend corrélativement à l'accroissement de taille des segments néoformés. La disposition régulière des granules pigmentaires immédiatement en arrière du dissépiment permet le dénombrement des segments (Pl. III, fig. e).

c) Vaisseaux sanguins

Les vaisseaux sanguins longitudinaux, qui traversent dorsalement et ventralement tous les segments du régénérat jusqu'au vaisseau anal, sont en continuité avec les vaisseaux sanguins longitudinaux correspondants de la souche. Corrélativement à la mise en place des segments, les anses vasculaires apparaissent ; la couleur rouge des vaisseaux et la faible pigmentation du régénérat permet de localiser leurs racines dorsale et ventrale vers le 1/3 postérieur de chaque segment (Pl. III, fig. b, d et e).

d) Parapodes

Différenciés dans les premiers segments du régénérat, ils présentent un aspect semblable à ceux des segments de la souche bien qu'ils soient 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.

II. - ETUDE HISTOLOGIQUE

A - DEROULEMENT DE LA REGENERATION

L'histogenèse des premiers stades de la régénération postérieure, jusqu'à la différenciation du pygidium, a fait l'objet de plusieurs travaux (NUSBAUM, 1908 ; DEHORNE, 1950 ; STEPHAN-DUBOIS, 1958 ; HERLANT-MEEWIS et NOKIN, 1963 ; BOILLY, 1969 et 1974 ; COMBAZ et BOILLY, 1974 ; OLIVE, 1974). Parmi ceux-ci, seuls les trois derniers cités ont concerné la mise en place des métamères. Nous rapporterons ici les observations relatives aux principaux événements de la régénération.

1 - Cicatrisation

La contraction des fibres musculaires circulaires bordant le plan de section provoque un rapprochement des bords de la plaie et obture ainsi la cavité coelomique. En même temps, les cellules libres d'origine mésodermique affluent au niveau du front de section et constituent, entre les parois du corps et de l'intestin, un amas cellulaire d'aspect inorganisé.

Les vaisseaux sanguins situés à l'extrémité du segment blessé présentent de nombreux hémocytes.

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

L'épiderme et l'épithélium intestinal apparaissent soudés 2 à 3 jours après la section.

2 - Formation du pygidium

a) Edification du blastème de régénération

Deux à trois jours après l'amputation, les cellules épidermiques proches du front de section subissent une activation caractéristique et entrent en mitose. L'intense multiplication des cellules épidermiques, d'abord localisée ventralement (5 jours après la section), va s'étendre à toute la périphérie du front de section et aboutir à un soulèvement de l'épiderme recouvrant le massif mésodermique sous-jacent, l'ensemble constituant alors le blastème indifférencié.

L'épithélium intestinal suit le mouvement de l'épiderme par simple étirement de sa paroi.

Au cours de cette période, on assiste à une réduction importante du massif mésodermique apical. Les cellules qui se maintiennent à ce niveau (blastocytes mésodermiques) subissent dès le troisième jour une activation qui atteint un maximum 4 jours après l'amputation, puis commencent à se diviser. Un certain nombre de ces cellules constituent le revêtement mésodermique pariétal et intestinal et le dissépinement pygidial. D'autres blastocytes mésodermiques persistent à l'état activé sous forme de deux massifs ventro-latéraux.

Dès le troisième jour après la section, de nombreuses fibres, régénérées à partir de l'extrémité de la chaîne nerveuse ventrale sectionnée, colonisent l'épiderme bordant la plaie et s'étalent au contact de l'épiderme cicatriciel.

b) Différenciation du blastème de régénération

L'activité mitotique au sein de l'épiderme, notamment à proximité de la chaîne nerveuse, assure l'allongement du blastème et aboutit, 6 jours après l'amputation, à l'édification de 2 coussins ventro-latéraux constitués d'un épithélium épais où les cirres anaux se développeront, 7 jours après la section. Les cellules épidermiques s'allongent perpendiculairement à la paroi du blastème ; elles présentent à ce stade une vacuolisation caractéristique.

Les fibres nerveuses régénérées pénètrent sous l'épiderme des coussins caudaux sous la forme d'un cordon latéral qui chemine ensuite dans le cirre anal en constituant son nerf axial.

Les vaisseaux sanguins longitudinaux, dont l'extrémité est encore chargée en hémocytes, viennent buter contre le blastème de régénération ; ils différencient à ce niveau (5 à 6 jours après la section) deux branches latérales se réunissant en un vaisseau péréal qui ne pénètre pas dans le régénérat.

3 - Mise en place des métamères

a) 8 à 10 jours après la section

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

Corrélativement, les blastocytes mésodermiques se divisent intensément et s'organisent à partir d'une zone relativement réduite (= zone de prolifération) qui précède immédiatement le dissépiment pygidial. Ces cellules, groupées principalement en deux zones ventro-latérales (bandelettes mésodermiques), vont présider à l'élaboration de nouveaux segments sétigères par un processus de colonisation organisée et continue de la zone précédant la zone de prolifération. Ce mouvement débute ventralement de chaque côté des deux massifs latéraux en direction de la face dorsale. Des cellules mésodermiques s'écartent du massif ventral en direction latérale, d'autres vers l'axe médian. Elles viennent tapisser d'une part l'épiderme latéral, puis l'épiderme dorsal et d'autre part le vaisseau sanguin ventral, puis l'épithélium intestinal et le vaisseau sanguin dorsal. Au dessous et au dessus de l'intestin, les mésentères ventral et dorsal contiennent les vaisseaux sanguins longitudinaux ventral et dorsal. A partir de la pariéto-pleure et de la splanchnopleure se différencient respectivement la musculature sous-épidermique, et la gaine musculaire périintestinale.

Pendant ce temps, des cellules mésodermiques groupées contre l'épiderme et la paroi intestinale, s'étirent transversalement en produisant des prolongements cytoplasmiques importants qui permettent la formation d'un dissépiment limitant la cavité coelomique du segment néoformé (Pl. IV, fig. a). C'est au niveau des dissépiments 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 donc 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.

Au cours de cette période, le premier ganglion ventral se différencie sur la chaîne nerveuse néoformée à partir des cellules épidermiques en contact avec celle-ci. Corrélativement, deux cordons latéraux (un droit et un gauche) issus du ganglion néoformé s'insinuent 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 (nerfs II).

b) 10 à 20 jours après la section

Cette période, au cours de laquelle le régénérat continue de s'allonger et de se segmenter, est caractérisée par la différenciation des parapodes. La première manifestation de leur différenciation apparaît ventro-latéralement, de chaque côté de la chaîne nerveuse, au niveau de l'épiderme du premier segment formé. 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 ; ce massif constitue l'ébauche du bulbe sétigère (Pl. IV, fig. b). Celui-ci s'organise en deux centres à partir desquels un acicule (Pl. IV, fig. c et d) puis des soies s'édifieront. Au cours de cette même période, deux soulèvements épidermiques apparaissent au dessus des ébauches des bulbes sétigères ; ils représentent les ébauches parapodiales. Les cirres, puis les lobes parapodiaux se différencient conformément aux observations morphologiques précédentes.

Corrélativement à l'invagination du bulbe sétigère dans le coelome, l'épithélium pariétopleurale recouvrant ce massif cellulaire épidermique s'étire en une couche monocellulaire dont certains éléments se différencient ensuite en fibres musculaires pour former la musculature aciculaire. Parallèlement à la différenciation des ébauches parapodiales, 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 et dorsaux. Les fibres du régénérat proviennent en partie de la régénération des fibres musculaires de la souche sectionnées au moment de l'amputation, mais essentiellement de la différenciation de cellules pariétopleurales dans le régénérat.

Pendant le même temps, à la base de l'ébauche parapodiale, les cellules nerveuses des futurs ganglions pédieux (2 par segment) se différencient ventro-latéralement au contact des fibres du nerf pédieux à partir des cellules épidermiques ; cette différenciation s'effectue selon le même processus que celui 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, 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.

c) 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'édification des segments se déroule suivant les mêmes modalités que celles décrites 8 à 10 jours et 10 à 20 jours après la section.

Au cours de cette période, les cloisons dissépimentaires se différencient progressivement de l'avant vers l'arrière du régénérat de manière dissymétrique. En effet, des fibres musculaires se mettent en place uniquement sur la face antérieure du dissépiment, imprimant une polarité antéro-postérieure au segment.

Pendant le même temps, les organes segmentaires apparaissent successivement dans les segments antérieurs puis dans les segments postérieurs du régénérat.

B - POLARITE DORSO-VENTRALE DES REGENERATS

1 - Cas du pygidium

L'étude histologique confirme les observations morphologiques quant à l'absence de symétrie dorso-ventrale dans ce dernier segment. Le secteur ventral du pygidium régénéré, tout comme celui du pygidium d'une *Nereis* intacte, se caractérise par la présence d'un massif épidermique épais d'où partent deux cirres anaux de nature épidermique (Pl. IV, fig. d et e),

innervés par un nerf axial (Pl. V, fig. d).

Par contre, l'épiderme des secteurs dorsal et latéraux, de plus faible épaisseur, ne porte aucun appendice (Pl. V, fig. b).

Ainsi, les caractères ventraux apparaissent là où des cordons nerveux, latéro-ventraux, ont régénéré à partir de la chaîne nerveuse sectionnée.

2 - Cas des métamères

Dans les métamères, on retrouve les mêmes structures que celles examinées dans les segments de la souche ; elles caractérisent les territoires dorsal et ventral.

a) Système nerveux

La chaîne ganglionnaire ventrale se reconstitue dans tous les segments du régénérat. La structure histologique des ganglions est semblable à celle observée dans les segments d'une *Nereis* intacte.

Dans tous les segments néoformés, excepté le dernier, on dénote la présence des trois paires des plus gros nerfs segmentaires (nerfs I, II, et IV) (Pl. V, fig. a et c).

Dans le dernier segment formé, c'est-à-dire le moins différencié, on distingue un fin cordon nerveux transversal sur lequel un ganglion est visible ventro-latéralement ; ces structures constituent respectivement le nerf et ganglion pédieux de la première ébauche parapodiale située à ce niveau (Pl. V, fig. d).

b) Muscles longitudinaux

Les parois dorsale et ventrale du régénérat contiennent chacune deux faisceaux musculaires longitudinaux. Leur forme, analogue à celle des faisceaux longitudinaux correspondants des segments de la souche, dépend de leur position dorsale ou ventrale.

c) Organes segmentaires

La polarité transversale des segments régénérés se retrouve également dans la position des organes segmentaires.

En effet, les organes cilio-phagocytaires, typiquement latéro-dorsaux, présentent la même situation anté-dissépinementaire et la même

structure que ceux des segments de la souche. Par contre, à l'opposé, c'est à dire ventralement, on reconnaît les deux sacs néphridiaux latéro-ventraux situés immédiatement contre les ganglions pédieux.

III. - DISCUSSION ET CONCLUSION

Nous discuterons d'abord des modalités de la régénération caudale puis du rétablissement de la polarité dorso-ventrale.

1 - Modalités de la régénération caudale

La régénération postérieure normale chez *Nereis* constitue un modèle particulier. Elle est le résultat de deux morphogénèses différentes s'établissant successivement, à savoir la régénération du pygidium suivie de celle des métamères. Ces deux régénérations comprennent chacune des phases communes à tout processus régénérateur : prolifération et croissance, différenciation et morphogénèse. Néanmoins, les conditions de déclenchement de ces morphogénèses diffèrent totalement (BOILLY, 1974).

a) Cas du pygidium

Lors du processus de régénération, à la cicatrisation succède la mise en place d'un blastème indifférencié. La différenciation de ce blastème aboutit à la formation d'un pygidium normal muni de cirres anaux. Le pygidium, segment le plus distal (postérieur) du corps de la *Nereis* est donc, dans tous les cas, la première zone du régénérat reconstituée au cours de la régénération caudale.

Dans ce cas, c'est l'affrontement des deux tissus différents, représentés par les parois du corps et de l'intestin, qui conditionne le déclenchement de la régénération du pygidium (BOILLY et BOILLY-MARER, 1972 ; BOILLY, 1973). Cet affrontement tissulaire est dû au mode particulier de la fermeture de la plaie, observé au cours de la régénération postérieure chez un grand nombre d'Annélides (GOSS, 1969).

b) Cas des métamères

La mise en place des métamères est dépendante de la première morphogénèse, elle ne débute en effet qu'une fois le pygidium différencié. A ce moment, une zone de prolifération apparaît entre le

pygidium (distal) et le dernier segment de la souche (plus proximal). La segmentation va alors se mettre en place, la différenciation et l'organisation des segments s'effectuant ensuite.

Dans ce cas, tout se passe comme si la mise en contact de territoires à valeur de position éloignée suivant l'axe antéro-postérieur (proximo-distal) conditionnait le démarrage de la segmentation (BOILLY, 1974). Cette dernière s'effectue à partir de la zone de prolifération, zone qui reste embryonnaire et qui produit, comme au cours de la croissance normale, de nouveaux segments qui vont ensuite se différencier. Cette zone va également tendre à reconstituer, entre le pygidium distal et la souche proximale, des segments intermédiaires qui rétabliront un gradient harmonieux proximo-distal. Parmi ces segments intermédiaires, les premiers formés (proximaux) sont les plus différenciés. Ce processus se rapproche de celui décrit par BOHN (1967, 1970 a et b) et BULLIERE (1971) chez les Blattes (*Leucophaea* et *Blabera craniifer*) où des régénérations intercalaires sont provoquées après greffes de fragments de patte de différents niveaux proximo-distaux d'un segment.

2 - Rétablissement de la polarité dorso-ventrale dans le régénérat

L'étude de la régénération caudale normale constitue une base de référence. Elle permet de constater que les caractères morphologiques et histologiques spécifiques à chaque moitié dorsale et ventrale des segments normaux se reconstituent dans les segments du régénérat. Le problème qui se pose alors est de connaître le déterminisme de cette polarité dorso-ventrale : Se transmet-elle directement de la souche au régénérat ou alors d'autres facteurs tels que la chaîne nerveuse sont-ils susceptibles de participer à son rétablissement ?

a) Cas du pygidium

Dans ce dernier segment du régénérat, la dissymétrie dorso-ventrale est manifeste ; la face ventrale s'appuie sur 2 coussins épidermiques épais qui portent 2 cirres anaux de même nature, innervés par des cordons régénérés à partir de la chaîne nerveuse sectionnée. L'innervation de ces structures ventrales semble plaider en faveur de

la participation du système nerveux dans la polarité du pygidium.

b) Cas des métamères

Les caractères décrits dans les métamères de la souche se retrouvent dans les segments du régénérat. Deux catégories de structures peuvent être distinguées dans les segments régénérés :

- Des structures continues le long de l'axe antéro-postérieur, ayant régénéré dans le prolongement des éléments correspondants du segment souche. Elles peuvent être segmentées (chaîne nerveuse) ou non (parois du corps et de l'intestin, vaisseaux sanguins longitudinaux).

- Des structures discontinues à disposition métamérique.

α) Structures continues le long de l'axe antéro-
.....
postérieur
.....

La pigmentation sombre de l'épiderme n'apparaissant pas suffisamment tôt ou parfois même n'étant pas observable sur le régénérat, ce critère de la différenciation dorso-ventrale ne pourra pas toujours être utilisé. D'autre part, la paroi intestinale identique dorsalement et ventralement ne peut constituer un critère de polarité dorso-ventrale, contrairement à la gouttière dorsale (typhlosolis) existant chez les vers de terre.

Dans chaque métamère on observe un secteur dorsal convexe présentant un vaisseau sanguin longitudinal médian, des faisceaux musculaires longitudinaux de type "dorsal" et un secteur ventral plus aplati disposant de muscles longitudinaux repliés de type "ventral". Ce dernier secteur est parcouru par une chaîne nerveuse ventrale médiane, surmontée d'un vaisseau sanguin longitudinal sinueux cheminant au milieu du territoire ventral. Pour l'ensemble de ces structures régénérées, on ne peut que constater la continuité, suivant le même axe antéro-postérieur, entre les éléments présents dans la souche et ceux qui sont néoformés; celle-ci aboutissant à l'édification de nouveaux segments présentant la même organisation dorso-ventrale. Toutefois, pour connaître si les valeurs de position transversales sont ou non transmises point par point, de la souche au régénérat, l'étude de la régénération normale s'est avérée insuffisante. Chez les Lombriciens, AVEL (1947) pense qu'au contraire, "le gradient ventro-dorsal n'a

pas pu être déterminé par le gradient de sa base d'insertion". En effet, cet auteur a pu obtenir (1942) un régénérat céphalique "dont la morphologie externe et interne est normale" à partir d'une base (= souche) "n'offrant aucun des caractères structuraux d'une section transversale quelconque".

β) Structures discontinues à disposition métamérique
.....

Les segments néoformés présentent dorsalement, dans leur partie antérieure, des pigments blanc jaunâtres. L'organogenèse, qui s'effectue après l'apparition de ces segments, produit plusieurs types de structures : une paire de parapodes, une paire de néphridies et une paire d'organes cilio-phagocytaires.

Δ - Parapodes

Les premières ébauches parapodiales apparaissent dans le régénérat ventro-latéralement à proximité de la chaîne nerveuse, puis occupent une position de plus en plus latérale au cours de leur croissance et du développement des segments.

On sait, selon BOILLY-MARER (1971 a et b), que les conditions nécessaires au déclenchement d'une morphogenèse parapodiale supplémentaire sont la mise en contact de territoires dorsal et ventral en présence d'un cordon nerveux situé à la frontière des deux territoires. De la même manière, on constate qu'après amputation d'un parapode, les conditions du déclenchement d'une morphogenèse parapodiale sont réalisées : un parapode régénèrera là où les territoires dorsal et ventral se soudent latéralement en présence du nerf pédieux transversal.

Au cours de la régénération postérieure, les parapodes se différencient en même temps que s'effectue le développement et la différenciation du nouveau segment. Les conditions d'apparition d'une morphogenèse parapodiale étant bien définies (BOILLY-MARER, 1971 a et b), on peut donc penser que l'organogenèse des parapodes du segment régénéré débutera dès qu'un territoire de nature "ventrale" sera opposé à un territoire de nature "dorsale" en présence d'une innervation appropriée. C'est ce que l'on observe dans les nouveaux segments, en position ventrale à proximité de la chaîne nerveuse, lorsque les ébauches parapodiales sont visibles : les premiers signes de l'activité morphogénétique parapodiale se manifestent ventro-latéralement, au sein de l'épiderme en même temps que le nerf pédieux régénère ; les premiers soulèvements épidermiques apparaissent

lorsque le ganglion pédieux est en place. Cette position latéro-ventrale des premières ébauches parapodiales indique donc que le territoire "ventral" du régénérat se limite d'abord à une petite aire située de part et d'autre de la chaîne nerveuse. La migration ultérieure, en position latérale, des parapodes montre que le territoire "ventral" s'étend progressivement pour occuper en définitive tout l'espace du secteur ventral. Par contre, le territoire de nature "dorsale" qui couvrait d'abord les zones dorsale, latérales et une partie de la zone ventrale, va ensuite se réduire pour occuper, dans les segments les plus différenciés, la seule zone dorsale.

Δ - Néphridies

Les sacs néphridiaux, d'origine mésodermique (DAWYDOFF, 1959 ; KOECHLIN, 1964), sont situés ventro-latéralement, au-dessus des ganglions pédieux, entre la partie repliée des muscles longitudinaux ventraux et les cirres parapodiaux ventraux.

Δ - Organes cilio-phagocytaires

Les organes ciliés dérivant de l'épithélium coelomique sont, dorsalement, en continuité avec la somatopleure et apposés sur l'extrémité libre des muscles longitudinaux dorsaux à l'intérieur du coelome.

Au cours de la régénération caudale, la polarité dorso-ventrale se rétablit progressivement dans les segments néoformés ; les structures continues le long de l'axe céphalo-caudal (chaîne nerveuse, muscles et vaisseaux sanguins longitudinaux) prolongent les éléments correspondants de la souche, les structures discontinues à disposition métamérique (parapodes, néphridies et organes cilio-phagocytaires) se différencient dans chaque segment régénéré selon un modèle identique à celui des segments souches.

CONCLUSION DE LA PREMIERE PARTIE

L'étude descriptive d'un segment intact du corps et celle de la régénération postérieure obtenue après simple amputation ont montré que la polarité dorso-ventrale des *Nereis* se rétablissait normalement dans le régénérat. Néanmoins, elle ne fournit pas d'éléments de réponse quant au déterminisme du rétablissement de la polarité dorso-ventrale dans le régénérat caudal. Chez les *Nereidae*, comme chez les autres Annélides, on sait que la chaîne nerveuse, structure caractéristique du territoire ventral, est un facteur important de la régénération (NUSBAUM, 1908 ; HOLMES, 1931 ; BAILEY et BAILEY, 1938). Toutefois, pour apprécier le rôle de la chaîne nerveuse dans le rétablissement de la polarité dorso-ventrale du régénérat chez les *Nereidae*, une étude expérimentale de la régénération dans différentes conditions d'innervation s'est révélée nécessaire ; c'est celle-ci qui sera envisagée dans la deuxième partie.

DEUXIEME PARTIE

MISE EN EVIDENCE DU RÔLE DE LA CHAÎNE NERVEUSE
DANS L'ETABLISSEMENT DE LA POLARITE DORSO-VENTRALE
AU COURS DE LA REGENERATION CAUDALE

CHAPITRE III

EXPRESSION DE LA POLARITE DORSO-VENTRALE
DES REGENERATS CAUDAUX
EDIFIES EN ABSENCE DE CHAÎNE NERVEUSE

Chez les Annélides, depuis les travaux de MORGAN (1902) sur l'Oligochète *Eisenia foetida*, la réalisation d'ablations de la chaîne nerveuse a pu mettre en évidence (voir revue de COMBAZ, 1974) le rôle important joué par cette dernière dans les phénomènes de régénération (céphalique ou caudale). Suivant les espèces étudiées, le pouvoir régénérateur est en l'absence de chaîne nerveuse nul ou réduit, comparé à celui des individus normalement innervés. Ainsi, la chaîne nerveuse apparaît-elle nécessaire soit à l'initiation même de la régénération soit à son accomplissement. En ce qui concerne la régénération postérieure en l'absence de chaîne nerveuse, elle est impossible chez les Oligochètes [*Criodrilus lacuum* : JANDA (1926) ; *Eisenia foetida* : BAILEY (1930), BAILEY et BAILEY (1938) ; *Dero limosa* : STOLTE (1933) ; *Rhynchelmiss limosella* : ZHINKIN (1936)]. Chez les Polychètes, *Nereis virens* était jusqu'à présent la seule espèce ayant montré la capacité de régénérer postérieurement en absence de chaîne nerveuse (HOLMES, 1931 ; BAILEY et BAILEY, 1938). Si les résultats de BAILEY et BAILEY sont critiquables eu égard au nombre d'animaux ayant effectivement subi une ablation de la chaîne nerveuse, ceux de HOLMES, obtenus à la suite d'une expérimentation rigoureuse, sont irréfutables, l'ablation de la chaîne nerveuse ayant été suivie d'une déviation de son extrémité sectionnée afin d'éviter sa régénération en direction du front d'amputation. Les régénérats obtenus par HOLMES étaient de petite taille et incomplets. Toutefois, leur description par cet auteur s'étant limitée à signaler l'absence de segmentation externe, de parapodes et de cirres anaux, nous avons estimé intéressant de reprendre l'étude de la régénération caudale en l'absence de chaîne nerveuse chez les *Nereidae*. Le but de notre expérimentation a donc été de compléter l'étude de HOLMES en précisant la description des régénérats mais essentiellement en analysant l'état de différenciation des régénérats obtenus en absence de chaîne nerveuse, en essayant en particulier de connaître comment s'exprime leur polarité dorso-ventrale par rapport à celle des régénérats normaux étudiés dans le chapitre précédent.

I. - LA REGENERATION POSTERIEURE EN ABSENCE DE CHAINE NERVEUSE

Dans le but de préciser les limites des opérations d'ablation de la chaîne nerveuse, il convient de rappeler l'organisation générale du système nerveux des *Nereidae*. Trois types de systèmes nerveux sont présents : central, périphérique et viscéral (BULLOCK et HORRIDGE, 1965).

* Le système nerveux central

Il se compose d'une paire de ganglions supraoesophagiens (= cerveau), d'un collier périoesophagien et d'une chaîne nerveuse ventrale constituée d'une succession de paires de ganglions segmentaires soudés, reliées entre elles par deux cordons longitudinaux accolés. Chaque ganglion s'étend depuis un point situé légèrement en avant du dissépiment jusqu'aux environs du milieu du segment suivant.

* Le système nerveux périphérique

Il est constitué de nerfs segmentaires et longitudinaux, de ganglions périphériques, de récepteurs et de plexus périphériques.

- Nerfs segmentaires

Ils sont représentés (Fig. 4, p.17) par 4 paires de nerfs transversaux issus de chaque paire de ganglions de la chaîne nerveuse ventrale. Leur description a été effectuée dans la première partie de ce mémoire.

- Nerfs longitudinaux

Un nerf longitudinal ventro-latéral chemine de chaque côté de la chaîne nerveuse tout le long du corps en reliant les nerfs segmentaires III et IV (SMITH, 1957).

- Ganglions périphériques

Ils sont formés de petits amas de cellules nerveuses placés le long du trajet des nerfs ; les ganglions pédieux (1 paire par segment), situés sur le trajet des nerfs pédieux, constituent les plus importants (Fig. 4, p.17). Chez *Nereis*, la preuve physiologique du contrôle de certains réflexes par ce ganglion pédieux a été apportée par WILSON (1960).

- Récepteurs

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

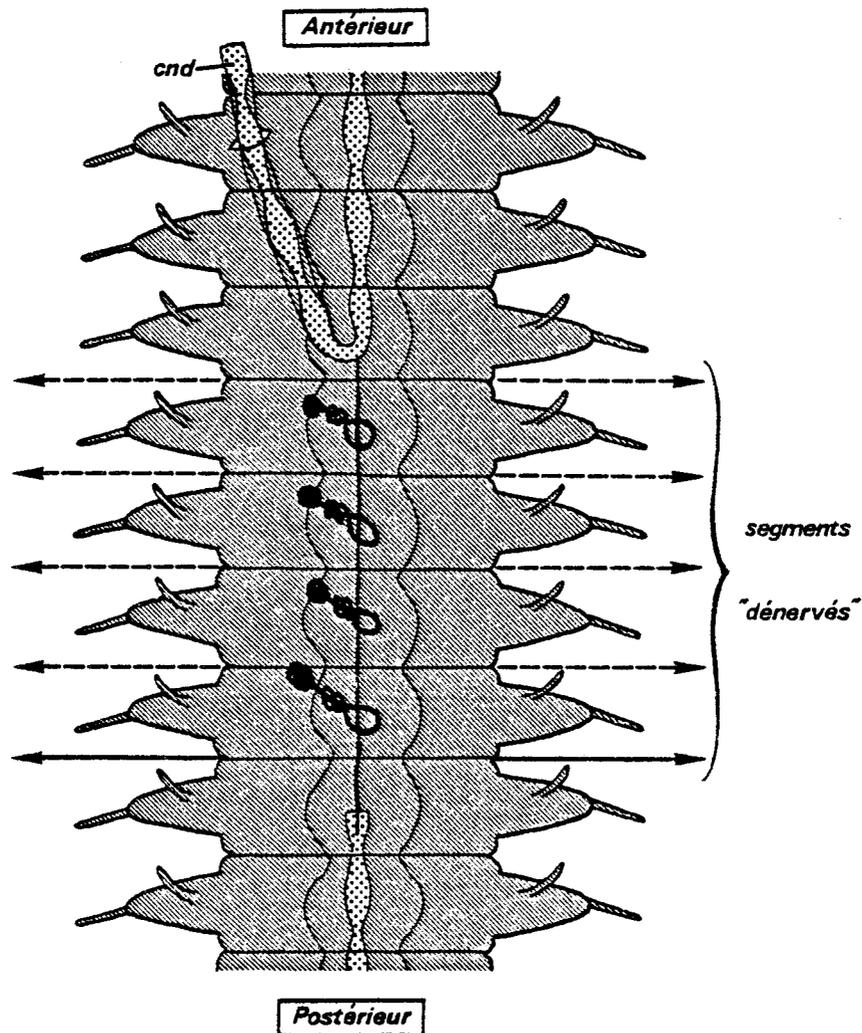


Fig. 7 - Régénération caudale en absence de chaîne nerveuse chez *Nereis*.

- En trait plein : Niveau d'amputation postérieure dans la zone "dénervée" après ablation de la chaîne nerveuse ("dénervation").
- En trait discontinu : Niveaux des autotomies observées dans les jours suivant la "dénervation" (cas exploitables).

cnd : chaîne nerveuse déviée.

- Plexus périphériques

Leur structure est encore mal connue. Situés essentiellement sous l'épiderme, ils sont constitués d'un réseau nerveux mettant vraisemblablement en communication les très nombreuses cellules sensorielles avec les cordons nerveux épidermiques, en nombre plus réduit [36 à 40 par segment selon SMITH (1957)].

* Le système nerveux viscéral

Il est constitué d'un ensemble de cellules et de fibres nerveuses formant des plexus dans la paroi du tube digestif. Des connectifs mettent ces derniers en relation avec le cerveau et avec la première paire de ganglions ventraux.

A - TECHNIQUE OPERATOIRE

Chez *Nereis*, l'ablation de la chaîne nerveuse décrite précédemment (se référer à la partie matériel et techniques p. 7), laisse en place dans les segments opérés les systèmes nerveux périphérique et viscéral et avec eux les corps cellulaires des cordons nerveux et des ganglions périphériques. En effet, chez les *Nereidae*, les cordons nerveux qui renferment des fibres axonales, présentent également des corps cellulaires tout le long de leur trajet. L'ablation de la chaîne nerveuse n'aboutit donc pas à une dénervation totale. Néanmoins, dans ce qui va suivre, pour des raisons de commodité, nous qualifierons de "dénervés" les segments de la souche dépourvus de chaîne nerveuse et les animaux possédant de tels segments.

Les *Nereis* "dénervées" sont amputées de leur partie postérieure par une section transversale au niveau de l'intersegment le plus postérieur de la zone opérée (Fig. 7). Cette amputation est réalisée immédiatement après l'ablation de la chaîne nerveuse afin de limiter au maximum l'autotomie de la zone opérée.

Des vers uniquement sectionnés au même niveau postérieur que les *Nereis* "dénervées" et régénérant normalement (se référer au chapitre II) serviront de témoins.

B - RESULTATS

Ils sont consignés dans les tableaux II, III et IV.

La majorité des *Nereis* opérées subissent, dans les 15 jours suivant l'opération, une autotomie soit dans la zone "dénervée" soit en

TABLEAU II

Influence de la chaîne nerveuse sur la régénération caudale de *Nereis diversicolor* et *Nereis pelagica* : Etude de la régénération en présence et en absence de chaîne nerveuse.

Espèce étudiée	Aspect du segment précédant le plan d'amputation	Nombre d'individus subissant une autotomie dans une zone antérieure à la zone opérée	Nombre d'individus morts en cours d'expérience	Nombre de cas exploitables	Evaluation de la régénération caudale		
					Absente (%)	Normale (%)	Incomplète (%)
<i>Nereis diversicolor</i>	- CN * (378)	123	69	186	3,3	10,7	86
	N (69)	0	6	63	3,2	96,8	0
<i>Nereis pelagica</i>	- CN (654)	212	166	276	4	3,6	92,4
	N (101)	0	11	90	2,2	97,8	0

* : Entre parenthèses est indiqué le nombre d'animaux opérés

- CN : Segment "dénervé" (absence de chaîne nerveuse)

N : Segment normal (présence de chaîne nerveuse)

avant de celle-ci. Nous ne considèrerons dans nos résultats comme cas exploitables que les individus chez lesquels le plan d'autotomie se situe dans la zone "dénervée" (Fig. 7). Cette zone est comprise entre 1/2 et 3 segments ; elle peut dans certains cas être extrêmement réduite, la partie coudée de la chaîne nerveuse se trouvant alors à proximité immédiate du niveau d'autotomie.

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 absente, soit normale, soit incomplète. Nous examinerons chacun de ces différents cas (Tableau II).

- Absence de régénération - Cette observation concerne un faible pourcentage d'individus "dénervés" (3,3 % chez *N. diversicolor* et 4 % chez *N. pelagica*) ; ce pourcentage est analogue à celui relevé chez les vers témoins simplement amputés (3,2 et 2,2 %).

- Régénération normale - Ce type de régénération observé chez la majorité des témoins (96,8 % chez *N. diversicolor*, 97,8 % chez *N. pelagica*) concerne aussi quelques *Nereis* "dénervées" (10,7 % chez *N. diversicolor* et 3,6 % chez *N. pelagica*).

L'examen histologique des individus "dénervés" 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'animaux dont la chaîne nerveuse lésée au niveau de la partie coudée a régénéré en direction caudale, soit d'animaux dont l'extrémité recourbée de la chaîne nerveuse sectionnée a glissé vers l'arrière et régénéré comme chez les vers uniquement amputés. Dans ce cas, la régénération des individus "dénervés" peut être assimilée à celle des témoins.

- Régénération incomplète - Elle concerne la majorité des *Nereis* "dénervées" (86 % et 92,4 % respectivement chez *N. diversicolor* et *N. pelagica*) ; par contre, elle n'a jamais été observée chez les témoins. Le régénérat obtenu se caractérise essentiellement par sa petite taille et dans la plupart des cas par l'absence de parapodes et de cirres anaux.

TABLEAU III

Régénération caudale en absence de chaîne nerveuse : Répartition des différents types de régénérats incomplets obtenus chez *Nereis diversicolor* et *Nereis pelagica*.

Espèce étudiée	Nombre de régénérats incomplets				
	total	dépourvus de parapodes et de cirres anaux	présentant		
			1,2,3 ou 4 parapodes	1 cirre anal	1, 2 ou 3 parapodes et 1 ou 2 cirres anaux
<i>Nereis diversicolor</i>	160	93	38	9	20
<i>Nereis pelagica</i>	255	134	93	7	21

Dans ce qui suit, nous nous intéresserons à ce type de régénération caudale incomplète, obtenue en l'absence de chaîne nerveuse et envisagerons successivement l'aspect morphologique et histologique, des régénérats ainsi que leurs potentialités régénératrices caudales.

1 - Etude morphologique et histologique de la régénération caudale en absence de chaîne nerveuse

a) Etude morphologique

α) Déroulement de la régénération

Comme on l'observe pour la régénération normale, le processus de la régénération des *Nereis* "dénervées" comprend trois étapes : Cicatrisation, formation du pygidium et mise en place des métamères (COMBAZ et BOILLY, 1974). Dans la majorité des cas observés (Tableau III), les deux dernières étapes sont incomplètes : On aboutit ainsi à la mise en place d'un régénérat totalement dépourvu de cirres pygidiaux (anaux) et de parapodes. Cependant, dans un certain nombre de cas (Tableau III), on remarque soit une différenciation de 1, 2, 3 ou 4 parapodes à la base du régénérat accompagnée ou non de la présence d'1 ou 2 cirres anaux soit la présence d'1 cirre anal.

Nous envisagerons successivement ces différents cas.

α₁) Mise en place des régénérats totalement dépourvus de cirres anaux et de parapodes (Tableau IV)

Pour les 2 premières phases de la régénération (cicatrisation, édification du blastème de régénération), il n'est pas possible de connaître à priori le type de régénérat qui se mettra en place (régénérat portant ou non des parapodes et (ou) des cirres anaux). C'est pourquoi la description de ces 2 phases a été réalisée sur l'ensemble des *Nereis* "dénervées" considérées comme exploitables.

* Cicatrisation

La plaie cicatrise de la même manière que chez les témoins (2 à 3 jours après l'amputation).

* Formation du pygidium

Δ - Edification du blastème de régénération

Elle s'effectue 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.

TABLEAU IV

Etude chronologique comparée, chez *Nereis diversicolor*, de la régénération postérieure en présence (témoins) ou en absence de chaîne nerveuse ("dénervés") : cas d'obtention chez les "dénervés" de régénérats dépourvus de cirres anaux et de parapodes.

Etapas de la régénération postérieure	Stades successifs	Date d'apparition des différents stades ^a (nombre de jours après la section)	
		témoins	"dénervés"
Cicatrisation		2-3	2-3
Formation du pygidium	- Edification du blastème de régénération	5-6	5-6
	- Différenciation et croissance du blastème de régénération		
	. Différenciation du segment pygidial		
	- Apparition du vaisseau sanguin périanal	6-8	6-8
- Différenciation de la musculature pygidiale	7-8	8-9	
. Différenciation des cirres anaux	6-8	*	
. Croissance du pygidium (achevée)	13-15	10-12	
Mise en place des métamères	- Apparition de la zone de prolifération	8-9	9-10
	- Différenciation et croissance des métamères		
	. Segmentation du régénérat (apparition des dissépiments)		
	- Dissépiments 1 et 2	9-11	10-13
	- Dissépiments 3,4 et 5	12-18	15-25
	- Dissépiments 6, 7, 8 et 9	18-28	30-50
	- Dissépiments 10,11, 12,13 et 14	30-60	*
	. Différenciation parapodiale sur le 1er segment néoformé	12-20	*
	. Croissance segmentaire (achevée)		
	- Longitudinale	60-70	30-50
- Transversale	60-70	*	

* Stade n'apparaissant pas chez les "dénervés".

^a Les temps indiqués correspondent aux délais observés dans la majorité des cas (il n'a pas été tenu compte des animaux présentant des retards considérables dans les délais d'apparition des différents stades de la régénération).

Δ - Différenciation et croissance du blastème
.....
de régénération
.....

La différenciation du blastème se manifeste par l'apparition du vaisseau sanguin périanal et par la mise en place du sphincter anal ; par contre, les ébauches de cirres anaux n'apparaissent pas. On aboutit donc à l'édification d'un pygidium incomplet.

* Mise en place des métamères

Après l'apparition d'une zone de prolifération devant le pygidium, la différenciation et la croissance du régénérat se poursuivent simultanément, mais de manière incomplète et plus lente que celles des régénérats normaux.

Δ - Différenciation
.....

Elle se réduit à la seule phase de segmentation du régénérat qui procède de la même manière que chez les témoins (Pl. VI, fig. a). Par contre, aucune ébauche parapodiale n'apparaît sur les segments régénérés pendant toute la durée de l'expérience. Les segments ainsi formés, ne présentant ni expansions latérales du corps ni soies, diffèrent des segments sétigères des régénérats normaux (Fig. 8 ; Pl. VI, fig. b et d).

Δ - Croissance
.....

La segmentation s'effectue plus lentement que chez les témoins. On constate que les 2 premiers dissépiments puis ceux des 6ème, 7ème, 8ème et 9ème segments régénérés se mettent en place respectivement 10 à 13 jours et 30 à 50 jours après la section contre 9 à 11 jours et 18 à 28 jours après la section pour les témoins chez *N. diversicolor*. En outre, le nombre total de segments régénérés est inférieur à celui observé chez les témoins. C'est ainsi que le régénérat de 2 mois contient au maximum 9 (*N. diversicolor*) et 13 (*N. pelagica*) segments contre 15 (*N. diversicolor*) et 22 (*N. pelagica*) segments chez les témoins. Dans un cas cependant, nous avons obtenu un régénérat de 18 segments à partir d'une *N. pelagica* "dénervée" et amputée depuis 10 mois (Pl. VI, fig. f).

La croissance segmentaire est également réduite.

. La croissance transversale étant nulle, le régénérat présente alors une forme cylindrique à diamètre constant sur toute sa longueur (200 à 450 µm chez *N. diversicolor* et 200 à 800 µm chez *N. pelagica* ; Fig. 8 et Pl. VI, fig. b, c, d et f) alors que le régénérat normal est tronconique (Fig. 5, p.24).

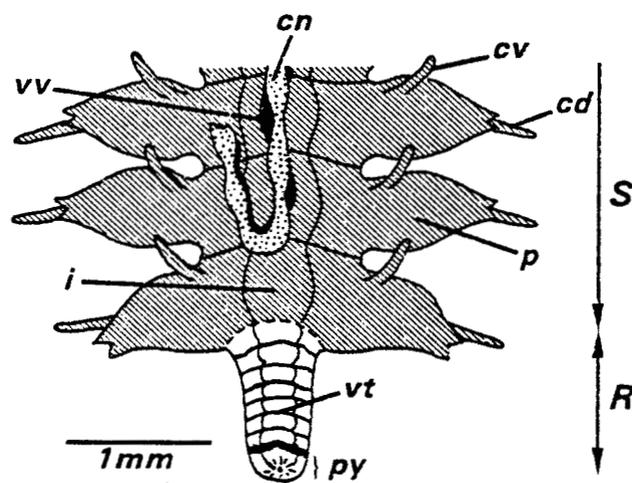


Fig. 8 - Régénération caudale en absence de chaîne nerveuse chez *Nereis* : vue ventrale, 30 jours après amputation, d'un régénérat totalement dépourvu de parapodes et de cirres anaux.

cd : cirre dorsal ; cn : chaîne nerveuse ; cv : cirre ventral ; i : intestin ; p : parapode ; py : pygidium ; R : régénérat ; S : souche ; vt : vaisseau sanguin transversal ; vv : vaisseau sanguin ventral.

. Par contre, la croissance longitudinale existe, bien qu'elle se limite à un léger accroissement de la longueur des segments qui n'atteint jamais celle des segments de la souche comme on l'observe chez les témoins. La longueur du régénérat chez les "dénervés" est donc inférieure à celle obtenue chez les témoins (0,2 à 0,4 mm contre 0,2 à 0,6 mm 12 jours après l'amputation; 0,2 à 1,6 mm contre 0,3 à 4 mm 1 mois après l'amputation).

α₂) Mise en place des régénérats portant quelques parapodes et (ou) 1 à 2 cirres anaux

Elle s'effectue pour l'essentiel de la même manière que celle décrite chez les individus "dénervés" ne régénérant ni parapode ni cirre anal et aboutit à la formation d'un régénérat incomplet de forme cylindrique; cependant quelques parapodes et (ou) 1 à 2 cirres anaux se différencient sur le régénérat mais toujours en nombre limité. Nous envisagerons successivement la mise en place des cirres anaux puis celle des parapodes.

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

Un 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, il ne présente aucune dépression médio-ventrale analogue à celle observée chez les témoins lorsque la chaîne nerveuse régénère normalement.

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

1, 2, 3 ou 4 parapodes peuvent apparaître à la base du régénérat sur sa face ventrale. Dans tous les cas, leur(s) cirre(s) dorsal(aux) est (sont) dirigé(s) vers l'apex du régénérat. Ces parapodes se différencient soit sur le régénérat lui-même, soit à la limite souche-régénérat (Fig. 9) (COMBAZ et BOILLY, 1971).

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.

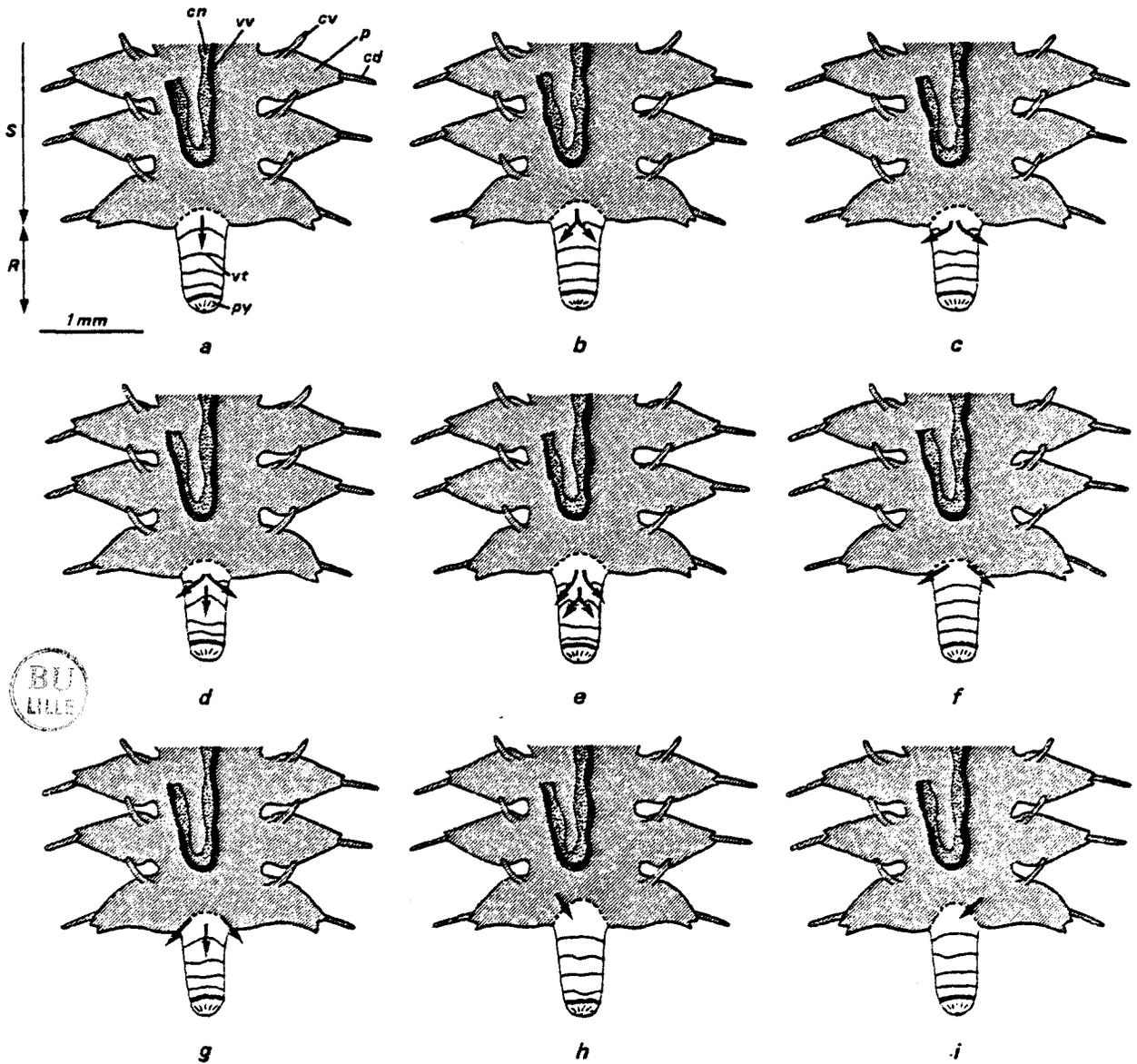


Fig. 9 - Régénération caudale en absence de chaîne nerveuse chez *Nereis* : vue ventrale, 30 jours après amputation, de régénérats portant quelques parapodes.

Les flèches représentent la position des parapodes différenciés à la base des régénérats ; le sens de la flèche indique leur polarité dorso-ventrale, la pointe étant située du côté dorsal (et correspondant au cirre dorsal).

cd : cirre dorsal ; cn : chaîne nerveuse ; cv : cirre ventral ; p : parapode ; py : pygidium ; R : régénérat ; S : souche ; vt : vaisseau sanguin transversal ; vv : vaisseau sanguin ventral.

Δ - Parapodes se différenciant sur le régé-
.....
nérat
.....

Plusieurs cas peuvent se présenter : 1 para-
pode médian le plus souvent incomplet (Fig. 9 a ; Pl. VII, fig. a) ou 2
parapodes ventro-latéraux, le plus souvent incomplets et soudés par leur fa-
ce ventrale (Fig. 9 b) mais parfois complets et juxtaposés au niveau de leur
face ventrale (Fig. 9 c ; Pl. VII, fig. b), se met(tent) en place sur le
premier segment régénéré, 16 à 28 jours après la section.

Dans quelques rares cas, lorsque 2 parapodes complets se sont
différenciés sur le premier segment régénéré, 1 ou 2 parapodes incomplets
apparaissent également dans le deuxième segment du régénérat et présentent
les mêmes caractères que ceux figurant sur le premier segment régénéré
(Fig. 9 d et 9 e).

Δ - Parapodes se différenciant à la limite
.....
souche-régénérat
.....

Selon qu'1 ou 2 parapodes ventro-latéraux se
différencient, deux cas peuvent se présenter :

- Deux 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. 9 f ; Pl. VII, fig. c) correspond approximativement à celle des
ébauches parapodiales différenciées sur le régénérat normal. Dans certains
cas en plus de ces 2 parapodes, 1 parapode médian (Fig. 9 g) ou 2 parapodes
incomplets (Pl. VII, fig. d) sont édifiés sur la face ventrale du premier
segment néoformé ; ils présentent les mêmes caractères que ceux décrits
précédemment.

- Un seul parapode ventro-latéral se diffé-
rencie sur le côté droit (Fig. 9 h) ou gauche (fig. 9 i) de l'animal ; il
est alors orienté dans un plan oblique, le cirre dorsal étant dirigé vers
l'axe médian du ver.

β) Aspect des territoires dorsal et ventral des
.....
régénérats
.....

β₁) Régénérats totalement dépourvus de cirres anaux
et de parapodes

* Cas du pygidium

La présence du sphincter anal, révélée par les
replis tégumentaires longitudinaux, caractérise la nature pygidiale du

segment apical néoformé. Toutefois, son secteur ventral dépourvu d'appendice (cirre anal) présente le même aspect que son secteur dorsal (Pl. VI, fig. c) ; le pygidium, uniforme sur toute sa périphérie, ne manifeste aucune polarité dorso-ventrale sur le plan morphologique.

* Cas des métamères

Δ - Surface des téguments

Aucune dépression médio-ventrale ne signale la présence d'une chaîne nerveuse tout le long du régénérat. Les 2 territoires du régénérat opposés transversalement présentent la même forme arrondie que celle du territoire dorsal de la souche, ce qui confère au régénérat un aspect circulaire en section.

Δ - Pigmentation du corps

Tout comme chez les témoins, la pigmentation blanc jaunâtre caractéristique du secteur dorsal des segments de la souche, se rétablit progressivement dans le secteur dorsal des segments néoformés. En effet, la zone de répartition des granules pigmentaires est fonction de l'âge des segments régénérés et par conséquent de leur position selon l'axe céphalo-caudal. Importante dans les premiers segments (antérieurs) du régénérat où les pigments apparaissent en premier, cette zone se réduit vers l'apex du régénérat, les pigments manquant parfois totalement dans les segments les plus postérieurs (Pl. VI, fig. d). Cependant, contrairement à ce que l'on observe chez les témoins uniquement amputés, des granules pigmentaires clairs peuvent également se répartir dans le secteur ventral du régénérat (*N. pelagica*). Dans ce cas, les pigments sont alors disposés sur le territoire ventral des premiers segments régénérés, suivant un arc de cercle à disposition transversale situé immédiatement devant les vaisseaux sanguins transversaux (Pl. VI, fig. e).

Δ - Vaisseaux sanguins

- Comme on l'observe chez les témoins, le vaisseau sanguin longitudinal dorsal régénère dans tous les segments néoformés. Par contre, le vaisseau sanguin longitudinal ventral, toujours présent dans les régénérats normaux, n'a jamais pu être observé dans les régénérats des vers "dénervés" (Pl. VI, fig. b).

- Les anses vasculaires transversales forment un anneau sanguin segmentaire continu sur toute la périphérie du régénérat. Ces vaisseaux transversaux de diamètre important sont visibles par

transparence. On peut distinguer dans chaque segment leurs 2 racines (droite et gauche) provenant du vaisseau sanguin longitudinal dorsal (Pl. VI, fig. f).

Δ - Parapodes

.....

Ils manquent totalement dans tous les segments de ce type de régénérat contrairement à ce que l'on constate dans les segments du régénérat normal où ils délimitent les territoires opposés (dorsal et ventral) (Fig. 5, p. 24).

β_2) Régénérats présentant quelques parapodes et (ou) 1 à 2 cirres anaux

Dans ces régénérats, seul le segment portant ces formations diffère des segments dépourvus de parapodes et de cirres anaux que nous venons de décrire.

* Cas du pygidium présentant 1 ou 2 cirres anaux

Le cirre anal néoformé s'est développé sur un mamelon pygidial médio-ventral de petite taille. Lorsque 2 cirres se différencient, ils sont issus de 2 mamelons pygidiaux ventro-latéraux de taille inférieure à celle des régénérats témoins. Dans ces cas, le(s) cirre(s) caractérise(nt) la zone ventrale du pygidium.

* Cas des segments portant 1 ou 2 parapodes

Il s'agit du ou des 2 segments situés à la base du régénérat. Le secteur dorsal de ce type de segments étant identique à celui des segments dépourvus de parapodes décrit précédemment, nous n'envisagerons dans ce qui va suivre que le secteur ventral qui lui présente des différences avec celui des segments dépourvus de parapodes. Les observations suivantes ont pu être faites au niveau du secteur ventral de ces segments :

- Aucune dépression médio-ventrale n'y signale l'existence d'une chaîne nerveuse régénérée. Cependant, la surface des téguments n'est pas unie comme celle des segments ne portant aucun parapode ; en effet, les parapodes régénérés se dressent soit médio-ventralement soit ventro-latéralement dans ce secteur.

- Des granules pigmentaires blanc jaunâtres peuvent y être observés comme dans le secteur ventral des segments ne présentant aucun parapode. Toutefois, leur distribution se limite à la zone latéro-ventrale du segment et à la rame dorsale du parapode (Pl. VI, fig. e).

- Les vaisseaux sanguins transversaux de ces segments, dont les racines sont issues du seul vaisseau sanguin longitudinal dorsal, irriguent les parapodes régénérés au niveau de leur rame dorsale, mais ne semblent pas se réunir ventralement comme dans les segments du régénérat dépourvu de parapodes .

- Les parapodes occupent dans le plan transversal une position tout à fait anormale, médio-ventrale ou latéro-ventrale, par rapport aux parapodes de la souche (latéraux). De plus, ils sont situés dans un plan soit sagittal (1 parapode, 2 parapodes médians soudés par leur rame ventrale) soit oblique (2 parapodes médio-latéraux) mais en aucun cas transversal contrairement à ce que l'on constate dans les segments de la souche et dans ceux des régénérats normaux. Ils ne délimitent donc pas les 2 secteurs opposés (dorsal et ventral) des segments ainsi formés.

b) Etude histologique

α) Déroulement de la régénération

.....
Nous envisagerons l'évolution de la régénération chez les *Nereis* "dénervées" ne régénérant ni parapodes, ni cirres anaux, tout en sachant que l'étude des premières phases (cicatrisation et édification du blastème de régénération) concerne un ensemble d'individus "dénervés" qui seraient éventuellement susceptibles de régénérer ensuite quelques parapodes et (ou) 1 à 2 cirres anaux. Les différences observées dans les régénérats présentant quelques formations segmentaires seront exposées dans le paragraphe suivant (β) relatif à l'organisation interne du régénérat.

En dehors de l'absence de différenciation des parapodes et des cirres anaux, la régénération caudale des *Nereis* "dénervées" s'effectue dans l'ensemble suivant les mêmes modalités que celles décrites chez les témoins (COMBAZ et BOILLY, 1974). Nous ne rapporterons ici que les différences observées dans le déroulement de la régénération entre les témoins et les animaux "dénervés".

- Cicatrisation

La soudure entre l'épiderme et l'épithélium intestinal peut se réaliser dans certains cas dans des délais semblables à ceux des témoins (2 à 3 jours après la section). Néanmoins, consécutivement à l'arrachement de l'épiderme et de l'épithélium intestinal au

niveau de la surface d'autotomie, on observe fréquemment un retard de plusieurs jours dans la réalisation de ce processus.

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

L'extrémité du vaisseau sanguin ventral et celle de la chaîne nerveuse sectionnée et déviée antérieurement sont absentes du front d'amputation.

- Formation du pygidium

* Edification du blastème de régénération

L'activation des cellules épidermiques apparaît au 3ème jour après la section c'est-à-dire un jour plus tard que chez les témoins ; elle débute également sur la face ventrale mais s'étend antérieurement sur une distance plus importante que chez les témoins (150 à 300 μm contre 100 à 150 μm). 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 vraisemblablement en raison du retard de 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 dont la taille apparaît 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.

* Différenciation du blastème de régénération

La prolifération épidermique permet l'allongement du régénérat dont l'épiderme présente la même épaisseur sur toute sa surface ; les mamelons et cirres anaux ne se différencient pas. Huit

à dix 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 tapissée d'une couche de fibres musculaires.

- Mise en place des métamères

Au cours de cette période, les segments s'édifient à la suite de la prolifération des bandelettes mésodermiques de la zone prépygidiale selon un processus identique à celui décrit chez les témoins. Cependant, certaines structures sont absentes du régénérat comme le mésentère ventral et le vaisseau sanguin longitudinal ventral (Pl. VIII, fig. c). Le vaisseau sanguin dorsal, qui régénère normalement, différencie à lui seul les anses vasculaires transversales (Pl. VIII, fig. a). En outre, dans les régénérats d'un mois et plus, le coelome contient un nombre relativement faible d'éléments d'origine coelomique par rapport aux témoins. En particulier, dans la zone prépygidiale, les massifs mésodermiques ventro-latéraux ne sont plus aussi importants que chez les témoins et un petit nombre seulement de cellules mésodermiques se localisent devant le disséplement pygidial. De plus, on n'observe aucun amas de cellules mésodermiques contre l'épiderme, au niveau où devraient apparaître les ébauches parapodiales (Pl. VIII, fig. b, c et e).

De même, aucune activation cellulaire ne se manifeste ventro-latéralement au sein de l'épiderme comme dans le cas des régénérats normaux. L'épithélium intestinal régénère comme chez les témoins.

β) Organisation interne des régénérats

β₁) Régénérats totalement dépourvus de cirres anaux et de parapodes

* Cas du pygidium

Comparé à celui des témoins, le pygidium néoformé est incomplet. En effet, si son épiderme présente une vacuolisation caractéristique de type pygidial, on n'y observe pas ventralement l'épaississement caractéristique des témoins ; il est donc semblable dans tous les secteurs (dorsal, latéraux et ventral) situés dans un même plan transversal. De plus, on ne relève pas dans ce pygidium la présence de cirres et de nerfs pygidiaux typiques de la face ventrale d'un pygidium normal (Pl. IX, fig. a).

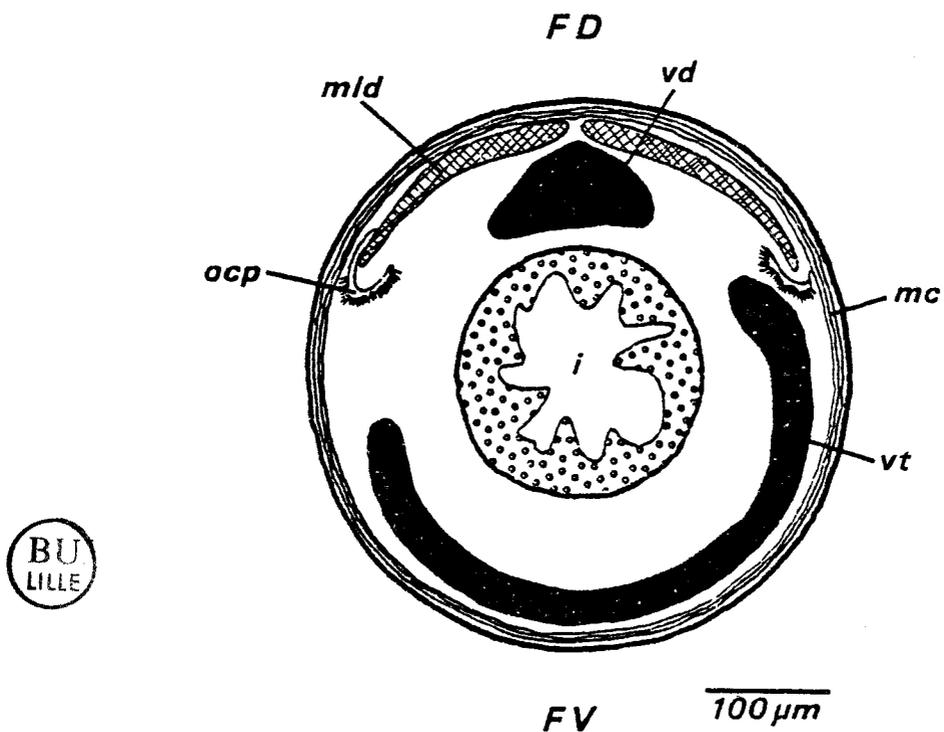


Fig. 10 - Régénération caudale en absence de chaîne nerveuse chez *Nereis* : coupe transversale schématique d'un régénérat totalement dépourvu d'appendices segmentaires.

FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; i : intestin ; mc : muscles circulaires ; mld : muscles longitudinaux dorsaux ; ocp : organe cilio-phagocytaire ; vd : vaisseau sanguin dorsal ; vt : vaisseau sanguin transversal.

* Cas des métamères (Fig. 10)

Δ - Systeme nerveux

La chaîne nerveuse et les nerfs segmentaires transversaux sont absents (Pl. VIII, fig. c et e). Cependant, on observe l'existence d'une innervation superficielle analogue à celle des régénérats témoins. Celle-ci est particulièrement développée de part et d'autre des dissépiements au niveau où se situent les nerfs transversaux I et II chez les témoins (Pl. IX, fig. b). On peut, en outre, noter la présence du système nerveux viscéral dans la paroi du tube digestif (Pl. IX, fig. c).

Δ - Paroi du corps

L'épiderme, d'aspect semblable dorsalement et ventralement, s'appuie sur une musculature circulaire souvent bien développée (*N. pelagica*) (Pl. VIII, fig. c et d) et continue sur toute la périphérie du régénérat. Cette musculature diffère de celle des témoins, plus mince et interrompue latéralement au niveau des parapodes.

Les parois ventrale et dorsale du corps comprennent toutes deux l'épiderme et de la musculature. Néanmoins, contrairement à la paroi dorsale (Pl. X, fig. a et b), la paroi ventrale est dépourvue de muscles longitudinaux (Pl. X, fig. c) et diffère ainsi de celle des régénérats normaux. Il faut noter, en outre, que les faisceaux musculaires longitudinaux dorsaux sont de faible importance par rapport à ceux des témoins.

Δ - Organes segmentaires

Les néphridies, structures ventrales dans les régénérats normaux, sont absentes. Par contre, les organes cilio-phagocytaires, typiques du secteur dorsal, se différencient d'abord dans les premiers segments (les plus anciens) des régénérats étudiés. Leur position latéro-dorsale est analogue à celle observée dans les régénérats normaux (Pl. VIII, fig. d) ; ils sont apposés à l'extrémité des muscles longitudinaux dorsaux comme chez les témoins.

β₂) Régénérats présentant quelques parapodes et (ou) 1 à 2 cirres anaux

Ces régénérats se distinguent des régénérats totalement dépourvus d'appendices segmentaires décrits précédemment 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. IX, fig. d et e) ; par contre, on n'y observe pas de chaîne ganglionnaire ventrale. Les cordons nerveux néoformés innervent respectivement les parapodes et les cirres anaux régénérés. Les premiers différencient une masse ganglionnaire située à leur base, elle correspond au ganglion pédieux. Le filet nerveux pénétrant dans le cirre anal (Pl. IX, fig. f) et provenant de la souche, chemine sous l'épiderme médio-ventral du régénérat ; il ne présente aucun ganglion sur son trajet.

c) Conclusion

L'étude morphologique et histologique de la régénération obtenue en absence de chaîne nerveuse a permis de définir 2 types de régénérats caudaux :

- Des régénérats totalement dépourvus de parapodes et de cirres anaux, qualifiés d'aneurogéniques car dépourvus de ganglions et de cordons nerveux.
- Des régénérats présentant quelques parapodes et (ou) 1 à 2 cirres anaux, qualifiés de partiellement innervés car présentant quelques cordons nerveux.

2 - Etude des potentialités régénératrices caudales des régénérats édifiés en absence de chaîne nerveuse (aneurogéniques ou partiellement innervés)

Les régénérats édifiés en absence de chaîne nerveuse présentent une organisation incomplète. De tels régénérats ont été amputés de leur partie caudale dans le but d'évaluer leur capacité régénératrice.

a) Protocole opératoire

Pour ce type d'expérience, *N. pelagica* a été choisie préférentiellement à *N. diversicolor*. Les raisons en sont les suivantes :

- Les capacités régénératrices de cette espèce peuvent se maintenir pendant de nombreux mois (6 à 10) chez un animal en captivité.
- En absence de chaîne nerveuse, elle régénère un nombre de segments plus important.

Des régénérats aneurogéniques ou partiellement innervés âgés de 1 mois 1/2 à 5 mois et comportant 7 à 12 segments de longueur sont amputés de leur partie apicale (4 à 10 segments postérieurs). Le plan de section,

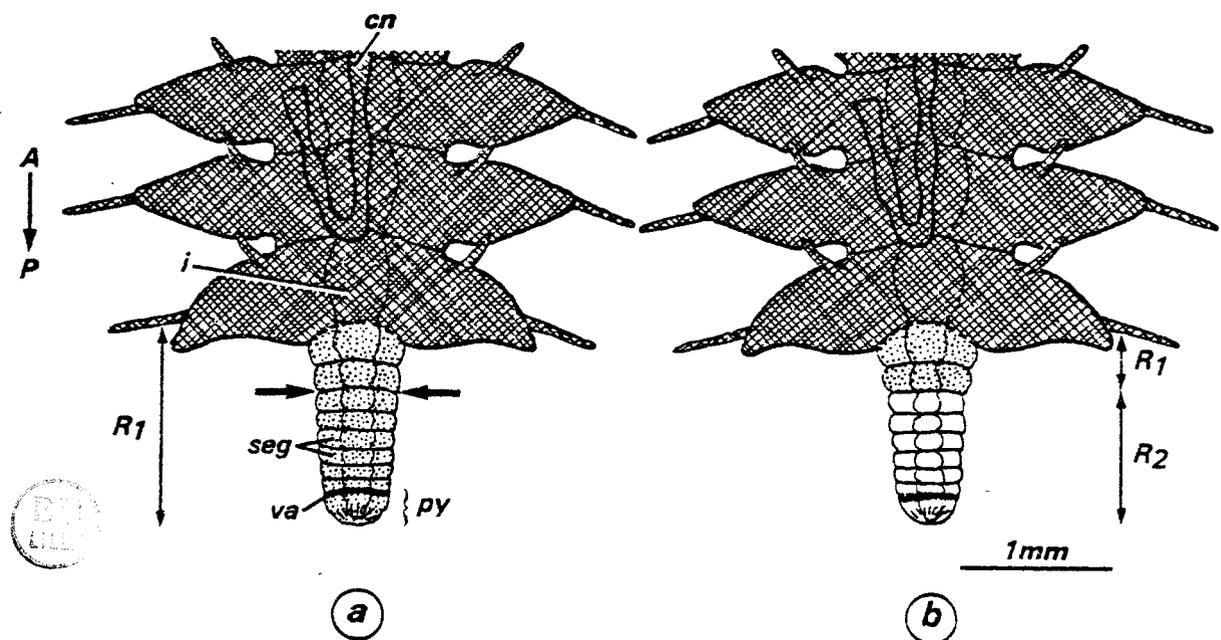


Fig. 11 - Régénération caudale des régénérats aneurogéniques chez *Nereis pelagica* (vue ventrale).

a : Schéma figurant le niveau de l'amputation (→)

b : Schéma figurant le régénérat obtenu (R₂) 1 mois 1/2 après amputation.

□ R₂ = Régénérat obtenu à partir de segments souches aneurogéniques

▒ R₁ = Régénérat aneurogénique (Fig. a et b) = souche de R₂ (Fig. b).

▣ Souche de R₁

A → P : axe antéro-postérieur

cn : chaîne nerveuse ; i : intestin ; py : pygidium ; seg : segment ; va : vaisseau sanguin anal.

passant au niveau d'un intersegment, laisse en place de 1 à 3 segments proximaux (antérieurs) du régénérat (Fig. 11 a). Dans le cas de régénérats partiellement innervés, le plan de section est toujours situé en arrière du(es) segment(s) présentant des parapodes, c'est-à-dire dans la zone aneurogénique du régénérat.

Les opérés sont observés jusqu'à 1,2 ou 3 mois après amputation du régénérat.

b) Résultats

20 régénérats aneurogéniques et 7 régénérats partiellement innervés ont été amputés postérieurement. En tenant compte des cas où les animaux s'autotomisent, 22 opérés ont pu être considérés comme exploitables. Chez ces cas exploitables, la régénération est soit absente soit de type aneurogénique (Tableau V).

- L'absence de régénération n'est constatée que chez 2 opérés (9 % des cas) chez lesquels la cicatrisation bien que normale n'est pas suivie de la mise en place d'un blastème de régénération. Il faut remarquer que le même phénomène a été enregistré (Tableau II) chez les *N. pelagica* uniquement amputées (2,2 % des cas) et chez celles qui sont sectionnées après "dénervation" de quelques segments (4 % des cas).

- La néoformation d'un régénérat aneurogénique (régénérat secondaire) concerne tous les opérés qui régénèrent postérieurement (20 sur 22) et ce, quel que soit l'âge du régénérat amputé. Le régénérat réédifié dans ces conditions possède une forme cylindrique. Il présente des segments régénérés (pygidium et métamères) ayant le même aspect morphologique (dépourvus de cirres anaux et de parapodes) (Fig. 11 b) et la même organisation histologique que les segments aneurogéniques amputés (présence du vaisseau sanguin longitudinal dorsal et des muscles longitudinaux dorsaux ; absence du vaisseau sanguin longitudinal ventral, des muscles longitudinaux ventraux, de la chaîne nerveuse et des néphridies).

Le nombre de segments néoformés est dans l'ensemble très proche de celui des segments amputés. Dans un seul cas, il est nettement inférieur au nombre de segments éliminés par l'amputation postérieure du régénérat.

Le diamètre du nouveau régénérat est le plus souvent semblable mais parfois légèrement inférieur à celui des segments du régénérat souche primitif.

TABLEAU V

Régénération caudale, après amputation des segments distaux (postérieurs), de régénérats aneurogéniques ou partiellement innervés : Etude chez *Nereis pelagica*.

Type de régénérat amputé	Nombre de cas exploitables	Régénération				
		Absente	De type aneurogénique**			
			≤	<	=	>
Aneurogénique (20)*	16	2	1	7	3	3
Partiellement innervé (7)	6	0	0	2	3	1

* Entre parenthèses est indiqué le nombre d'animaux opérés.

** Evaluation du nombre de segments régénérés par rapport au nombre de segments amputés :

- ≤ : très inférieur
- < : légèrement inférieur
- = : identique
- > : supérieur

c) Discussion

Les résultats obtenus montrent que chez *N. pelagica*, le régénérat édifié en absence de chaîne nerveuse, amputé de plusieurs segments distaux (postérieurs), est susceptible de régénérer intégralement les parties manquantes. Ils s'opposent ainsi à nos observations effectuées chez *N. diversicolor* (COMBAZ, 1972) où l'amputation des derniers segments du régénérat aneurogénique est suivie, dans les meilleurs cas, de la régénération du seul pygidium. Cette apparente contradiction des résultats obtenus chez ces 2 espèces de *Nereidae* pourrait s'expliquer : Chez *N. diversicolor*, contrairement à ce que l'on constate chez *N. pelagica*, "le pouvoir régénérateur diminue si les individus étudiés séjournent un certain temps au laboratoire avant la section ; il peut même s'annuler lorsque la durée de séjour est importante (50 jours)" (BOILLY, 1968).

Chez *N. pelagica*, les régénérats issus du régénérat aneurogénique, sont édifiés à partir d'un segment dont l'organisation et la différenciation sont incomplètes (absence de chaîne nerveuse, de nerfs segmentaires, de muscles longitudinaux ventraux, de néphridies et de parapodes). Dans ces conditions, il est possible de préciser le rôle du système nerveux dans la régénération caudale et d'autre part d'aborder le problème de la différenciation du régénérat aneurogénique.

La présence des nerfs segmentaires dans les segments normaux "dénervés" (= souche des premiers régénérats formés) et l'absence de ces mêmes nerfs dans les segments du régénérat aneurogénique (= souche des régénérats formés secondairement), indiquent que l'innervation de ces segments, représentée par les fibres des systèmes nerveux superficiel et viscéral, est seule présente pour stimuler l'activité des blastocytes dans la constitution du blastème de régénération. Chez *N. pelagica*, qui présente une régénération de type hypomérique, la possibilité d'obtenir la régénération d'un nombre de segments égal, voire même supérieur, à celui des segments amputés et ceci malgré la faible quantité de fibres nerveuses présentes au niveau du front de section du régénérat aneurogénique, est à rapprocher des résultats obtenus chez les Amphibiens *Ambystoma punctatum* et *Ambystoma maculatum* par YNTEMA (1959 a et b) et par THORNTON et STEEN (1962). Ces auteurs ont montré que les membres larvaires développés en absence de nerfs (aneurogéniques) ou en présence d'une faible quantité de fibres nerveuses (partiellement innervés) conservent la capacité de régénérer contrairement aux membres dénervés. De plus, THORNTON et THORNTON (1970) ont pu

rétablir, chez *Ambystoma maculatum*, la capacité de régénérer sur un membre dénervé, en lui transplantant des tissus provenant d'un membre aneurogénique. Ainsi, les tissus du membre aneurogénique diffèreraient donc de ceux des membres innervés et dénervés chez qui la présence de fibres nerveuses est nécessaire à la régénération. Chez *N. pelagica*, il en serait de même ; les régénérats édifiés à partir de régénérats aneurogéniques apparaissent en effet moins dépendants du système nerveux que les régénérats édifiés à partir de segments "dénervés".

Nos résultats montrent que le caractère incomplet de l'organisation du régénérat aneurogénique n'entraîne aucune limitation des capacités régénératrices caudales de *N. pelagica*.

D'autre part, bien que les segments du régénérat aneurogénique paraissent peu différents proximo-distalement, l'obtention d'un régénérat segmenté à partir d'un segment basal (proximal) du régénérat aneurogénique semble indiquer qu'il existe, le long de ce régénérat, un gradient de différenciation antéro-postérieur.

II. - OBSERVATION DE CAS NATURELS DE FORMATIONS SEGMENTEES DEPOURVUES DE PARAPODES LATERAUX ET DE CIRRES ANAUX

Sur environ dix mille *Nereidae* récoltées dans la nature, nous avons remarqué quelques individus présentant des formations segmentées de petite taille dépourvues de parapodes latéraux et de cirres anaux et ressemblant aux régénérats postérieurs aneurogéniques ou partiellement innervés obtenus après ablation de la chaîne nerveuse. Une étude morphologique et anatomique comparative de ces formations naturelles et des régénérats expérimentaux a donc été réalisée afin de comprendre en particulier si la chaîne nerveuse a ou non participé à leur mise en place. Des formations de deux types ont été observées : Celles ayant une position caudale normale et celles ayant une position dorsale inhabituelle ; elles seront envisagées successivement.

A - FORMATIONS CAUDALES

Dans une dizaine de cas (*N. pelagica*), nous avons rencontré ces formations qui présentaient toujours les mêmes caractéristiques.

1 - Etude morphologique

Elles sont situées dans la région postérieure de l'animal et font suite à un segment normal du corps ; leur couleur plus claire et la présence d'une cuticule plus mince que celle du segment sétigère normal les précédant, permet d'affirmer qu'il s'agit de régénérats caudaux. Ces néoformations sont constituées d'une succession de segments (7 à 10) de faible diamètre (300 à 600 μm) identiques de la base à l'apex du régénérat et ne présentant latéralement aucun parapode (Pl. XI, fig. a). Cependant, quelquefois, 2 parapodes, dont la position ventrale et l'orientation anormale sont semblables à celles décrites précédemment sur les régénérats partiellement innervés (Fig. 9 b et c), sont différenciés à la base du régénérat (Pl. XI, fig. b). Les intersegments sont marqués par un repli cuticulaire et les segments contiennent des vaisseaux sanguins transversaux. Les 2 secteurs opposés (dorsal et ventral) présentent une même surface arrondie conférant ainsi au régénérat une forme circulaire (en section). Le vaisseau sanguin longitudinal dorsal chemine au milieu du secteur dorsal du régénérat. Dans ce secteur, on peut observer des granules pigmentaires clairs à disposition métamérique (Pl. XI, fig. c). Dans le secteur ventral du régénérat, le vaisseau sanguin longitudinal et la chaîne nerveuse sont absents. Par contre, ces 2 structures sont toujours visibles par transparence dans le 2ème segment et parfois à la base du 1er segment souche précédant le régénérat (Pl. XI, fig. a et b). Le segment apical du régénérat, sillonné de profonds replis longitudinaux révélant la présence d'un sphincter autour de l'orifice terminal, présente la morphologie d'un pygidium sans cirre anal. Ces formations caudales présentent donc une morphologie identique à celle des régénérats postérieurs aneurogéniques et partiellement innervés obtenus après ablation de la chaîne nerveuse.

2 - Etude histologique

Elle confirme les observations morphologiques quant à l'identité entre les régénérats caudaux naturels et ceux obtenus expérimentalement après ablation de la chaîne nerveuse. Le secteur ventral de cette néoformation ne présente ni chaîne nerveuse, ni musculature longitudinale ventrale, ni néphridies, ni structures liées aux parapodes (bulbes sétigères, musculature parapodiale). Par contre, le secteur dorsal renferme les muscles longitudinaux typiques de la paroi dorsale et les organes cilio-phagocytaires

dont la disposition est semblable à celle des régénérats expérimentaux aneurogéniques. Toutefois, lorsque 2 parapodes ventro-latéraux sont différenciés à la base du régénérat, ceux-ci sont innervés, comme chez les régénérats expérimentaux partiellement innervés, par 2 cordons nerveux en relation avec les nerfs pédieux du dernier segment souche de l'animal.

3 - Discussion et conclusion

Environ la moitié des vers récoltés présente un régénérat caudal normal. Ceci démontre qu'il existe dans la nature des phénomènes d'amputation naturelle, facilement explicables en raison de l'extrême fragilité des *Nereis*, particulièrement dans la région postérieure. Les dix formations caudales naturelles observées sont des régénérats mis en place à la suite d'une amputation accidentelle. Dans ces dix cas, la position de l'extrémité sectionnée de la chaîne nerveuse est nettement antérieure (de l'ordre d'1 segment) au front de l'autotomie. Une telle situation est analogue à celle des animaux "dénervés" expérimentalement ; on peut donc supposer que le caractère anormal des régénérats naturels relève de la même cause.

B - FORMATIONS DORSALES

Il s'agit de formations surnuméraires, situées dans une position dorsale totalement anormale. Parmi l'ensemble des 3 espèces de *Nereidae* récoltées (*N. diversicolor*, *N. pelagica* et *Perinereis cultrifera*), seulement 4 cas ont été rencontrés (BOILLY, BOILLY-MARER et COMBAZ, 1975). Nous les étudierons successivement.

1 - Etude morphologique

Cas 1 : *Perinereis cultrifera* d'une centaine de segments de longueur présentant une bifurcation du corps sur la face dorsale des 9ème et 10ème segments précédant le pygidium normal.

La bifurcation représente une queue supplémentaire conique (longueur : 3 mm ; diamètre : 1,5 mm à la base, 0,5 mm à l'extrémité) et segmentée (8 segments et un pygidium) mais dépourvue de parapodes et de cirres anaux (Pl. XI, fig. e et f). Cette formation présente 2 vaisseaux sanguins longitudinaux latéraux aboutissant au vaisseau sanguin périanal.

Le vaisseau longitudinal gauche est situé dans le prolongement du vaisseau longitudinal dorsal du 11ème segment sétigère précédant le pygidium normal ; celui de droite est en continuité avec le vaisseau longitudinal dorsal du 10ème segment sétigère précédant le pygidium normal. La pigmentation claire située à proximité des vaisseaux sanguins longitudinaux est analogue à celle observée sur le territoire dorsal de la souche. On remarque le même type de granules pigmentaires le long des vaisseaux sanguins transversaux situés dans les 2 secteurs dorsal et ventral de cette formation dorsale (Pl. XI, fig. e et f).

Cas 2 : *Perinereis cultrifera* de 90 segments de longueur possédant une queue supplémentaire implantée au milieu du secteur dorsal du 14ème segment précédant le pygidium de la souche (Pl. XI, fig. d).

Cette queue subcylindrique (longueur : 5 mm ; diamètre à la base : 0,6 mm) est légèrement renflée dans le tiers distal. Elle comprend 10 segments dépourvus de parapodes et dont les limites sont marquées par un repli cuticulaire net, ainsi qu'un pygidium sans cirre anal. Deux vaisseaux sanguins longitudinaux, en continuité avec le vaisseau dorsal de la souche, parcourent le régénérat de la base à l'apex respectivement dans ses zones dorsale et ventrale ; celles-ci sont pigmentées de la même façon que le secteur dorsal de la souche.

Cas 3 : *Perinereis cultrifera* de 75 segments présentant une formation surnuméraire dressée sur la face dorsale au niveau d'un intersegment dans les 2/3 postérieurs de l'animal.

Cette formation comporte 4 segments dépourvus de parapodes et un pygidium sans cirre anal. Deux vaisseaux sanguins longitudinaux, en relation avec le vaisseau dorsal de la souche, sont disposés respectivement dans les secteurs dorsal et ventral qui présentent un aspect semblable à celui du secteur dorsal de la souche.

Cas 4 : *N. diversicolor* de 64 segments présentant une queue surnuméraire située dorso-latéralement dans la région moyenne de l'animal.

Cette queue comporte 4 segments dépourvus de parapodes et un pygidium sans cirre anal. On y distingue un seul vaisseau sanguin longitudinal en continuité avec le vaisseau dorsal de la souche et situé dans son secteur

dorsal. Ce dernier présente une pigmentation claire semblable à celle du secteur dorsal de la souche. Par contre, les zones latérales et ventrale de la queue ne présentent pas cette pigmentation.

2 - Etude histologique

Ces formations dorsales ne possèdent aucune des structures caractéristiques d'un secteur ventral normal (chaîne nerveuse, néphridies, musculature longitudinale ventrale, structures liées aux parapodes). Par contre, les autres structures sont présentes : le tube digestif (Pl. XII, fig. a et c), les musculatures circulaire et longitudinale dorsale et les organes cilio-phagocytaires (Pl. XII, fig. b et d). Le tube digestif est en relation avec celui de la souche (Pl. XII, fig. a). La musculature longitudinale présente 2 (*N. diversicolor*) ou 4 (*P. cultrifera*) faisceaux de type dorsal, situés de part et d'autre des vaisseaux sanguins longitudinaux. Les organes cilio-phagocytaires, apposés à l'extrémité libre des muscles longitudinaux dorsaux, peuvent être au nombre de 4 ou de 2 lorsqu'ils forment une structure continue entre les 2 extrémités musculaires longitudinales (Pl. XII, fig. d). Par ailleurs, dans l'un des cas (cas 1), nous avons observé, principalement dans l'épiderme ventral de la partie bifurquée, la présence d'importants cordons nerveux provenant de nerfs périphériques dorsaux des segments sur lesquels la formation surnuméraire est insérée.

3 - Discussion et conclusion

Bien qu'attachées strictement sur la face dorsale de l'animal, les formations surnuméraires décrites sont de type caudal puisque terminées par un pygidium. Elles sont segmentées, innervées par des cordons nerveux superficiels, mais dépourvues de chaîne nerveuse qui ne semble ainsi pas impliquée dans le processus de bifurcation du corps, bifurcation qui se développe à partir du seul secteur dorsal. De telles formations ont pu être induites expérimentalement chez *Nereis* où le déclenchement d'une morphogénèse de type caudal peut en effet être obtenu par la mise en contact de la paroi dorsale du corps et de celle de l'intestin (BOILLY et BOILLY-MARER, 1972 ; BOILLY, 1973). Il est donc vraisemblable que ces formations dorsales décrites sont la conséquence d'une extrusion du tube digestif résultant d'une blessure dorsale entraînant une soudure entre les parois intestinale et dorsale du corps, la chaîne nerveuse ne participant pas à ce processus.

En conclusion, on constate, dans les formations dorsales décrites, l'absence de caractères ventraux (présence de chaîne nerveuse, de musculature longitudinale ventrale, de néphridies), de parapodes et de cirres anaux. Ainsi, l'organisation de ces formations s'apparente à celle des régénérats caudaux aneurogéniques obtenus après ablation de la chaîne nerveuse.

DISCUSSION

Les résultats obtenus montrent qu'après ablation de la chaîne nerveuse au niveau du front de section, la régénération est possible, mais incomplète ; en effet, si les régénérats édifiés dans ces conditions sont segmentés ils sont toujours plus petits que les régénérats témoins. Ni le traumatisme opératoire, ni l'absence de vaisseau ventral (dévié en même temps que la chaîne nerveuse) ne permettent d'expliquer nos résultats. D'autre part, bien que chez *N. diversicolor* et *N. pelagica* 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 de HOLMES (1931) obtenus sur une espèce voisine (*Nereis virens*), que l'absence du vaisseau ventral n'entraîne pas de limitation des potentialités régénératrices. Enfin, nous avons pu constater que des vers "dénervés" 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. Ainsi, seule l'élimination de la chaîne nerveuse au niveau du front de section rend compte de l'altération des potentialités morphogénétiques des animaux "dénervés".

On peut considérer la chaîne nerveuse comme intervenant dans la croissance (rôle trophique) et l'organisation (rôle organisateur dans l'expression de la polarité dorso-ventrale) du régénérat. Nous discuterons de chacun de ces deux problèmes.

A - RÔLE TROPHIQUE DE LA CHAÎNE NERVEUSE DANS LA RÉGÉNÉRATION CAUDALE

Ce rôle est peu important chez *Nereis*. Il s'exerce à trois niveaux : Edification du blastème de régénération, vitesse de segmentation et croissance segmentaire.

1 - Rôle de la chaîne nerveuse dans l'édification du blastème de régénération

En ce qui concerne le rôle de la chaîne nerveuse dans l'édification du régénérat chez les *Nereidae*, nos résultats sont conformes à ceux obtenus chez *N. virens* par HOLMES (1931) et par BAILEY et BAILEY (1938). Par contre, ils s'opposent à ceux obtenus par NUSBAUM (1908) chez *N. diversicolor* et par KIORTSIS et MORAITOU (1965) chez le Polychète *Spirographis spallanzanii*. Il faut néanmoins noter que l'apparente contradiction de nos résultats avec ceux de NUSBAUM peut s'expliquer facilement par la technique opératoire utilisée par cet auteur : Après ablation de la chaîne nerveuse, la cautérisation de la face de section effectuée n'empêche pas la régénération de la chaîne nerveuse. En outre, nos résultats sont à rapprocher de ceux obtenus chez plusieurs Annélides où la régénération céphalique est possible [Oligochètes = *Lumbricus sp* : GOLDFARB (1909) ; *Eisenia foetida* : AVEL (1932, 1947), BAILEY (1939), HERLANT-MEEWIS et DELIGNE (1965) ; *Eisenia sp* : SIEGMUND (1928) ; *Helodrilus calliginosus* : KROPP (1933), CROWELL (1937) - Polychètes = *Amphinoma pacifica* : GOLDFARB (1914) ; *Spirographis spallanzanii* : KIORTSIS et MORAITOU (1965)]. Plusieurs auteurs soulignent l'aspect quantitatif du rôle trophique du système nerveux, ce qui pourrait expliquer au moins en partie les différences observées entre les différentes espèces d'Annélides étudiées. Ainsi, OKADA et KAWAKAMI (1943) chez *Eisenia foetida* (race Kyoto) provoquent par greffe de chaîne nerveuse, l'induction d'une tête supplémentaire dans un territoire normalement incapable d'en régénérer une. De même, ABELOOS et THOUVENY (1960) constatent qu'il existe chez *Magalialia perarmata* "une relation entre le pouvoir de régénération antérieure et la proportion de tissu nerveux sur la surface de section à différents niveaux du corps".

La *Nereis* représente donc la seule Annélide étudiée jusqu'à présent susceptible de produire un régénérat caudal segmenté en absence de chaîne nerveuse. Cette régénération postérieure en absence de chaîne nerveuse est obtenue soit après amputation caudale dans une zone "dénervée" soit après amputation caudale d'un régénérat aneurogénique.

Chez *Nereis*, l'absence de la chaîne nerveuse ne perturbe pas le déclenchement de la morphogenèse régénératrice caudale. En particulier, l'activation des blastocytes s'effectue pratiquement de façon normale chez

les animaux dépourvus de chaîne nerveuse au front d'amputation alors que la chaîne nerveuse est généralement considérée comme responsable de l'activation de ces cellules (AVEL, 1961 ; ABELOOS et THOUVENY, 1960 ; ABELOOS, 1965 ; HERLANT-MEEWIS et DELIGNE, 1965 ; BOILLY, 1967). On peut donc émettre l'hypothèse que, chez *Nereis*, en l'absence de chaîne nerveuse (cas des individus "dénervés" et des cas naturels où la chaîne nerveuse est rétractée 1 segment en deçà du front de section), cette dernière peut être suppléée par les fibres constituant le système nerveux périphérique (ganglions et cordons nerveux, cellules sensorielles), situées dans le segment souche précédant immédiatement le front de section. Ainsi, le système nerveux périphérique particulièrement bien développé sur la face ventrale des segments permettrait chez les "dénervés" une activation des blastocytes tout d'abord ventrale, comme chez les animaux possédant une chaîne nerveuse.

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

Si l'absence de la chaîne nerveuse n'affecte pas le déclenchement de la segmentation, elle ralentit, par contre, la vitesse de segmentation. En effet, le nombre de segments régénérés en l'absence de chaîne nerveuse est toujours inférieur à celui enregistré chez des régénérats normaux de même âge : 2 mois après la section, les vers "dénervés" régénèrent au maximum 9 (*N. diversicolor*) ou 13 (*N. pelagica*) segments alors que les témoins peuvent en régénérer 15 (*N. diversicolor*) ou 22 (*N. pelagica*). Nos résultats sont conformes à ceux de HOLMES (1931) et de BAILEY et BAILEY (1938) obtenus chez *N. virens* où les régénérats caudaux obtenus en l'absence de chaîne nerveuse ne présentent que peu de segments ; ils sont en accord avec ceux d'AVEL (1961) qui obtient chez l'Oligochète *Lumbricus sp* une augmentation du nombre de segments céphaliques régénérés à la suite d'une hyperinnervation. De même, chez les Oligochètes, un certain nombre d'auteurs ayant observé une régénération céphalique en l'absence de la chaîne nerveuse constatent que cette régénération s'effectue toujours beaucoup plus lentement qu'en présence de la chaîne nerveuse (GOLDFARB, 1909 ; SIEGMUND, 1928 ; AVEL, 1932 et 1947 ; KROPP, 1933 ; CROWELL, 1937 ; BAILEY, 1939 ; HERLANT-MEEWIS et DELIGNE, 1965).

Selon BOILLY (1967), la destruction partielle des blastocytes mésodermiques par irradiation X ou injection intracoelomique de Thorotrast

diminue la vitesse de segmentation caudale chez *Syllis amica*. On peut donc penser que la vitesse de segmentation serait proportionnelle au nombre de blastocytes présents dans le régénérat. Le ralentissement constaté chez les régénérats édifiés en absence de chaîne nerveuse, serait donc dû à la présence chez ces régénérats d'un nombre de blastocytes mésodermiques inférieur à celui des régénérats normaux possédant une chaîne nerveuse.

3 - Rôle de la chaîne nerveuse dans la croissance segmentaire

- La croissance longitudinale des segments régénérés en l'absence de chaîne nerveuse s'arrête plus tôt que celle des régénérats normaux de sorte qu'à nombre égal de segments, ces derniers sont toujours plus longs que les régénérats édifiés en l'absence de chaîne nerveuse.

- La croissance segmentaire transversale est, par contre, complètement bloquée en l'absence de chaîne nerveuse; en effet, le diamètre du régénérat obtenu dans ces conditions reste constant de son apex à sa base alors qu'il augmente progressivement chez les régénérats normaux. Des résultats semblables ont d'ailleurs été obtenus par HOLMES (1931) et BAILEY et BAILEY (1938) chez *N. virens* et par AVEL (1932) chez *Eisenia foetida* : le régénérat édifié en l'absence de chaîne nerveuse présente un diamètre nettement inférieur à celui des régénérats normaux. De même, chez l'Amphibien *Triturus viridescens*, SINGER et CRAVEN (1948) ont constaté que la dénervation d'un membre en cours de régénération entraîne l'arrêt complet de la croissance transversale du régénérat qui néanmoins s'allonge et se différencie en une patte miniature.

En accord avec AVEL (1961) qui considère la chaîne nerveuse comme "un important agent de commande de l'activité mitotique de tissus néoformés", on peut penser que chez *Nereis*, les nerfs segmentaires et la chaîne nerveuse dont ils sont issus interviennent dans la croissance du régénérat, notamment sur la croissance transversale des segments.

B - ROLE ORGANISATEUR DE LA CHAÎNE NERVEUSE DANS L'EXPRESSION DE LA POLARITE DORSO-VENTRALE DU REGENERAT

Dans tous les cas, les segments des régénérats (caudaux ou dorsaux) édifiés en l'absence de chaîne nerveuse restent incomplets comparés à ceux des régénérats postérieurs normaux; on relève en particulier dans le secteur ventral, l'absence de certaines structures.

Le rôle de la chaîne nerveuse dans l'expression de la polarité dorso-ventrale sera envisagé successivement au niveau du pygidium puis des métamères.

1 - Rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation dorso-ventrale du pygidium

Le pygidium du régénérat aneurogénique, dépourvu de mamelons et de cirres anaux, est uniforme sur toute sa périphérie. Il présente le même aspect morphologique et histologique dans l'ensemble de ses secteurs (dorsal, ventral ou latéraux) quelle que soit la nature des territoires souches dont il est issu : souche normale comprenant les parois de corps dorsale et ventrale (dans le cas des régénérats caudaux expérimentaux ou naturels) ou souche à paroi de corps entièrement dorsale (dans le cas de régénérats naturels dorsaux).

Le pygidium de certains régénérats partiellement innervés peut présenter un cirre médio-ventral ou plus rarement 2 cirres ventro-latéraux, chaque cirre étant en relation avec le cordon nerveux régénéré. La présence ou l'absence de cirres et mamelons anaux résulte manifestement de l'existence ou non de cordons nerveux au niveau du pygidium.

En conclusion, la polarité transversale normale (dorso-ventrale) du pygidium ne peut s'exprimer qu'en présence d'un cordon nerveux longitudinal dans son secteur ventral. La chaîne nerveuse interviendrait donc dans la mise en place de la polarité dorso-ventrale du pygidium en permettant la différenciation des cirres anaux, par l'intermédiaire des cordons nerveux régénérés dans ce segment distal néoformé.

2 - Rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation dorso-ventrale des métamères

Certains caractères morphologiques et anatomiques des métamères du régénérat normal n'apparaissent pas dans les segments obtenus en absence de chaîne nerveuse. En outre, contrairement à ce que l'on observe dans les régénérats normaux, on constate parfois la présence de granules pigmentaires clairs de type dorsal également dans le secteur ventral des régénérats édiflés en absence de chaîne nerveuse. En ce qui concerne l'aspect incomplet des régénérats aneurogéniques et partiellement innervés, ce n'est pas l'ensemble des territoires du régénérat qui semble affecté, mais essentiellement le

secteur ventral imparfaitement différencié et les parapodes qui ne se différencient pas (régénérat aneurogénique) ou apparaissent seulement à sa base (régénérat partiellement innervé). En effet, la chaîne nerveuse ne semble pas intervenir dans l'organisation territoriale dorsale du régénérat : Quel que soit le type de régénérat obtenu en l'absence de chaîne nerveuse (caudal expérimental et naturel, dorsal naturel) son territoire dorsal présente toujours les mêmes caractères que celui des régénérats normaux.

Nous considérerons donc successivement le rôle de la chaîne nerveuse dans l'organisation du secteur ventral des métamères puis dans la différenciation parapodiale.

a) Rôle de la chaîne nerveuse dans l'organisation du secteur ventral des métamères

La chaîne nerveuse semble jouer un rôle important dans l'organisation du secteur ventral des métamères qu'elle innerve dans les conditions normales et qui régénère très imparfaitement en son absence. Contrairement à ce que l'on observe dans les régénérats normaux, le secteur ventral des animaux "dénervés" ne présente pas de dépression médiane longitudinale ; il montre ainsi une surface convexe traduisant vraisemblablement le caractère imparfait de son organisation interne : Absence de vaisseau sanguin longitudinal médian et de différenciation de la chaîne nerveuse, des nerfs transversaux, de la musculature longitudinale ventrale et des néphridies.

Le rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation des structures ventrales sera envisagé au niveau du tissu nerveux, du vaisseau sanguin longitudinal ventral, de la musculature longitudinale ventrale et des néphridies.

* Rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation du tissu nerveux

Au cours de la régénération normale, en accord avec les observations de BOILLY (1969), la différenciation des cellules nerveuses s'effectue comme chez les Annélides Polychètes *Magalia perarmata* (THOUVENY, 1961), *Polydora flava* (THOUVENY, 1959 et 1961) et *Syllis amica* (BOILLY, 1967), aux dépens des cellules épidermiques du régénérat situées en contact avec les fibres nerveuses régénérées à partir de la chaîne nerveuse de la souche. 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 en raison de l'absence de fibres nerveuses, le retournement en direction céphalique de l'extrémité sectionnée de la chaîne nerveuse empêchant en effet toute régénération postérieure de celle-ci.

La régénération des nerfs segmentaires transversaux est conditionnée par la présence de la chaîne nerveuse dont ils sont issus. Cependant, des cordons nerveux différenciant chacun un ganglion pédieux à la base du régénérat partiellement innervé, peuvent parfois régénérer à partir des nerfs pédieux sectionnés dans le dernier segment de la souche.

* Rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation du vaisseau sanguin longitudinal ventral

Le vaisseau sanguin longitudinal ventral est toujours absent dans les régénérats caudaux incomplets expérimentaux (aneurogéniques et partiellement innervés) ou naturels. Néanmoins, cette absence ne semble pas liée à celle de la chaîne nerveuse, mais à celle du vaisseau correspondant, au niveau du front de section. En effet, au cours de la "dénervation", le vaisseau longitudinal ventral très adhérent à la chaîne nerveuse n'a jamais pu être gardé intact chez les 2 espèces opérées (*N. diversicolor* et *N. pelagica*) et son extrémité a été déviée en même temps que la chaîne nerveuse. De même, dans les régénérats caudaux incomplets naturels, l'absence de régénération du vaisseau longitudinal ventral résulte vraisemblablement de l'éloignement du vaisseau longitudinal correspondant de la souche vis-à-vis du front de section. En outre, dans les cas naturels de régénérats dorsaux aneurogéniques, 2 vaisseaux sanguins longitudinaux, diamétralement opposés, sont présents lorsque ces régénérats sont établis au milieu de la face dorsale de l'animal. Ils sont situés dans le prolongement du vaisseau longitudinal dorsal de la souche et se reforment par régénération dans les sens antéro-postérieur et postéro-antérieur.

L'hypothèse proposée est en accord avec les résultats de HOLMES (1931) qui a pu réussir chez *N. virens* l'ablation de la chaîne nerveuse sans détruire le vaisseau sanguin longitudinal ventral des segments "dénervés" et obtenir des régénérats aneurogéniques présentant un vaisseau sanguin longitudinal ventral.

* Rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation de la musculature longitudinale ventrale

Dans les métamères des régénérats caudaux aneu-rogéniques et partiellement innervés, les faisceaux musculaires longitudinaux ventraux sont toujours absents alors que la musculature circulaire se développe normalement. Il est donc possible que la différenciation des faisceaux musculaires longitudinaux ventraux soit sous le contrôle de la chaîne nerveuse. Cependant, il semble que la vascularisation intervienne aussi dans la différenciation de la musculature longitudinale ventrale. En effet, dans les 3 cas (*P. cultrifera*) de régénérats aneu-rogéniques dorsaux présentant 2 vaisseaux sanguins longitudinaux, on constate que 4 faisceaux musculaires longitudinaux de type dorsal sont présents, alors que dans le seul cas (*N. diversicolor*) où le régénérat aneu-rogénique dorsal ne présente qu'un vaisseau sanguin longitudinal, seulement 2 faisceaux musculaires dorsaux sont décelables.

* Rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation des néphridies

Les néphridies se reconstituent ventro-latéralement dans les métamères du régénérat caudal normal mais sont toujours absentes dans les métamères des régénérats édifiés en l'absence de chaîne nerveuse. Contrairement à ce que l'on constate dans les segments des régénérats normaux, aucune néphridie n'a été observée à proximité des ganglions pédieux dans les régénérats partiellement innervés ; il ne semble donc pas que ces derniers interviennent dans la différenciation des néphridies.

b) Rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation des parapodes

Les régénérats édifiés en l'absence de chaîne nerveuse sont, dans la majorité des cas, totalement dépourvus de parapodes ; une étude histologique montre alors 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 cas où les régénérats obtenus en l'absence de chaîne nerveuse portent quelques parapodes à leur base montre que chaque parapode néoformé est toujours en relation avec un nerf et un ganglion nerveux. 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.

Cependant, selon BOILLY-MARER (1971 a et b), les nerfs et ganglions pédieux ne sont pas à eux seuls capables d'induire l'apparition d'une morphogenèse parapodiale, la nature des territoires innervés serait également en cause dans ce processus. En effet, cet auteur a pu montrer que la juxtaposition de territoires de nature opposée (dorsale et ventrale) est nécessaire au déclenchement de cette morphogenèse.

Ainsi, dans le régénérat aneurogénique, on peut donc considérer que l'absence de parapodes peut être due soit à la seule absence du système nerveux dans le régénérat, soit à celle conjuguée du système nerveux et de la polarité dorso-ventrale dans ce type de régénérat.

CONCLUSION

L'étude de la régénération caudale en absence de chaîne nerveuse montre que l'organisation transversale des régénérats aneurogéniques et partiellement innervés ne présente pas de polarité dorso-ventrale. Elle met en évidence l'importance de la chaîne nerveuse dans la différenciation du territoire ventral, des parapodes et des cirres anaux au cours de la régénération postérieure. En effet, en absence de chaîne nerveuse, les parapodes et cirres anaux sont absents (régénérats aneurogéniques) ou en nombre très limité (régénérats partiellement innervés) et le secteur ventral des régénérats diffère de celui des régénérats normaux par l'absence des caractères ventraux (chaîne nerveuse et néphridies) et par la présence de pigments clairs de type dorsal.

CHAPITRE IV

ANALYSE DE LA NATURE DORSALE OU VENTRALE
DES TERRITOIRES REGENERES EN ABSENCE DE CHAÎNE NERVEUSE

Dans le chapitre précédent, nous avons pu montrer que le régénérat caudal édifié en absence de chaîne nerveuse est dépourvu de structures ventrales. De plus, certaines observations semblent indiquer que les territoires composant ce régénérat sont uniquement de nature dorsale. Ces résultats permettent donc de penser que la chaîne nerveuse contrôle l'établissement de la polarité dorso-ventrale au cours de la régénération postérieure.

Dans ce chapitre, nous nous proposons d'apprécier la validité de cette hypothèse. Dans ce but, nous déterminerons la qualité des territoires dorsal et ventral du régénérat aneurogénique d'une part en recherchant, suivant la méthode de BOILLY-MARER (1971 a et b), les potentialités morphogénétiques de chacun de ces territoires lors de greffes hétérotopiques et d'autre part en analysant l'apparition de parapodes ou de papilles pygidiales en position anormale.

I. - INDUCTIONS PARAPODIALES OBTENUES APRES GREFFE DE SECTEUR DORSAL OU VENTRAL DE REGENERAT ANEUROGENIQUE DANS DES TERRITOIRES DE NATURE DORSALE OU VENTRALE

La qualité (dorsale ou ventrale) des territoires dorsal et ventral du régénérat aneurogénique a été appréciée par greffe de l'un ou de l'autre de ces territoires sur la face ventrale ou dorsale d'un individu normal. En effet, la greffe d'un territoire donné (dorsal ou ventral) sur une face de nature opposée entraîne l'induction d'une morphogenèse parapodiale au niveau de la jonction entre greffon et porte-grefte à la condition qu'un cordon nerveux pédieux soit présent à ce niveau (BOILLY-MARER 1971 a et b). Ainsi, l'induction ou non d'une formation parapodiale permet de déterminer la qualité d'un territoire de régénérat greffé en se référant à celle (connue) du porte-grefte ayant reçu le greffon.

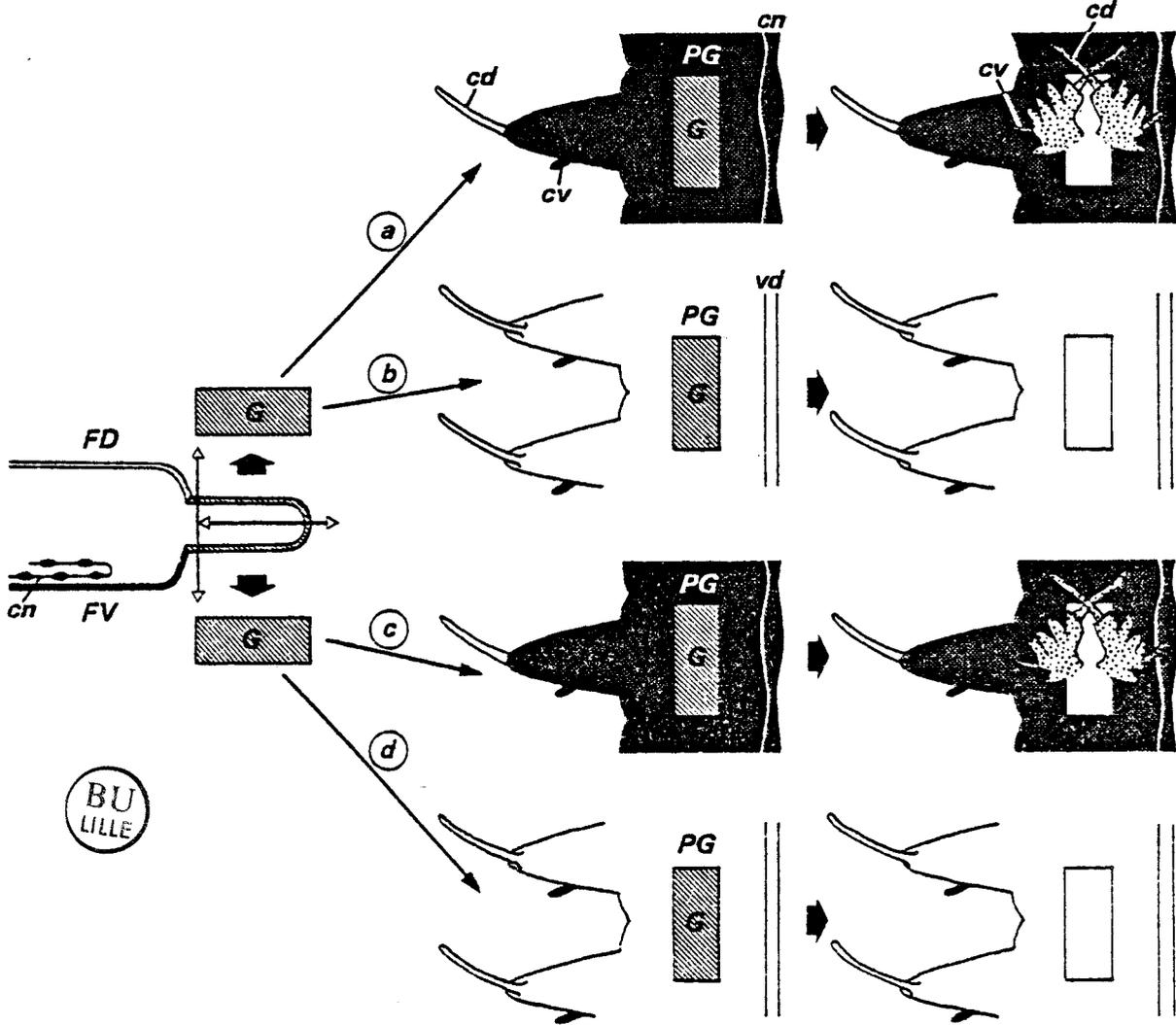
A - PROTOCOLE OPERATOIRE (Fig. 12)

L'opération, réalisée chez *N. pelagica*, a consisté à greffer la moitié dorsale ou ventrale d'un régénérat caudal aneurogénique (de 1 mois à 6 mois d'âge) sur la face ventrale (sur le trajet d'un ou de plusieurs nerfs pédieux, suivant la longueur du régénérat) ou sur la face dorsale d'une *Nereis* normale. Les greffons sont prélevés en partageant le régénérat

Prélèvement du greffon

Implantation du greffon

Résultats



BU
LILLE

Fig. 12 - Greffe, chez *Nereis pelagica*, de territoire dorsal ou ventral d'un régénérat caudal aneurogénique sur la face dorsale ou ventrale d'un porte-greffe. Le greffon (G) est prélevé sur le régénérat aneurogénique d'un animal vu ici en coupe sagittale. Les sections (◄—►) permettent d'obtenir 2 greffons (dorsal et ventral) à partir d'un seul régénérat. Chacun des greffons est implanté soit sur la face ventrale (expériences a et c) soit sur la face dorsale (expériences b et d) d'un porte-greffe (PG).

-  territoire analysé
-  territoire de nature "ventrale"
-  territoire de nature "dorsale"
-  néoformation parapodiale

cd : cirre parapodial dorsal ; cn : chaîne nerveuse ; cv : cirre parapodial ventral ; FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; G : greffon ; PG : porte-greffe ; vd : vaisseau sanguin dorsal.

en 2 secteurs (dorsal et ventral) par une incision longitudinale pratiquée de chaque côté de celui-ci, puis en le sectionnant à sa base. Le greffon, de 400 à 1200 μm de longueur (correspondant à 5 à 10 segments, pygidium compris) sur 300 à 800 μm de largeur, est ensuite fixé à l'aide d'agrafes à mi-distance entre la chaîne nerveuse et les parapodes du porte-grefte (cas des greffes ventrales : Fig. 12 a et c) ou à mi-distance entre ces derniers et le vaisseau dorsal (cas des greffes dorsales : Fig. 12 b et d) sur une longueur de 1 à 4 segments selon l'importance du greffon.

Dans tous les cas, la polarité antéro-postérieure du greffon est conforme à celle du porte-grefte.

Les observations ont été poursuivies jusqu'à 6 mois après la greffe (COMBAZ et BOILLY-MARER, 1976).

B - RESULTATS

Un grand nombre de greffes ont été réalisées (82), essentiellement (70) sur la face ventrale du porte-grefte. Toutefois, les greffes ne se sont maintenues que dans un faible nombre de cas ; en effet, la petitesse des greffons et le manque de compacité du tissu greffé représentent des facteurs défavorables . Nous examinerons successivement les résultats des greffes effectuées sur la face ventrale, puis ceux des greffes effectuées sur la face dorsale du porte-grefte (Tableau VI).

1 - Grefte sur la face ventrale du porte-grefte (Fig. 12 a et c)

Dans tous les cas où le greffon s'est maintenu sur la face ventrale du porte-grefte (15 cas sur 70), des parapodes surnuméraires sont apparus dans un délai de 35 à 50 jours après l'opération. Ils sont situés sur le trajet d'un nerf pédieux (du porte-grefte) à la limite de contact entre le porte-grefte et le greffon et ceci quelle que soit l'origine du greffon (territoire ventral ou dorsal de régénérat aneurogénique).

Les parapodes surnuméraires sont disposés de part et d'autre du greffon dans un plan transversal passant par les parapodes du porte-grefte (Pl. XIII, fig. b, c, d, e et f). Le nombre de paires de parapodes surnuméraires varie de 1 à 4 suivant le nombre de nerfs pédieux sectionnés en relation avec le greffon. Chaque paire de parapodes surnuméraires comprend un parapode situé du côté de la chaîne nerveuse et un parapode situé du

TABLEAU VI

Inductions parapodiales obtenues chez *Nereis pelagica* après greffe de secteur dorsal (D) ou ventral (V) de régénérat caudal aneurogénique dans le territoire ventral ou dorsal d'un individu normal.

Nature du porte-greffe	Secteur du régénérat aneurogénique greffé	Nombre de cas où le greffon est resté en place	Inductions parapodiales obtenues entre le greffon et le porte-greffe (%)
PV	D (35)*	8	100
	V (35)	7	100
PD	D (6)	3	0
	V (6)	4	0

* Entre parenthèses est indiqué le nombre d'animaux opérés

PD : paroi de corps dorsale

PV : paroi de corps ventrale

D : dorsal

V : ventral

côté du parapode du porte-greffe. Dans certains cas cependant, l'espace séparant les 2 parapodes d'une même paire et correspondant au greffon est virtuel ; les 2 parapodes sont alors soudés par leur rame dorsale (Pl. XIII, fig. a et d). Les parapodes surnuméraires ont une morphologie normale et présentent une polarité dorso-ventrale caractéristique (cirre dorsal long, cirre ventral court) ; ils sont orientés de telle sorte que leur cirre dorsal fait face au greffon (Fig. 12 ; Pl. XIII, fig. f).

2 - Greffe sur la face dorsale du porte-greffe (Fig. 12 b et d)

Aucune induction de parapodes surnuméraires n'a pu être obtenue par greffe d'un territoire dorsal ou ventral de régénérat aneurogénique sur la face dorsale du porte-greffe.

C - DISCUSSION

Nos résultats expérimentaux montrent que seules les greffes de régénérat aneurogénique (secteur dorsal ou ventral) réalisées sur la face ventrale du porte-greffe induisent la néoformation de parapodes surnuméraires (Fig. 12). En effet, les greffes de territoire ventral ou dorsal de régénérat aneurogénique sur la face dorsale du porte-greffe ne peuvent provoquer l'induction de parapodes surnuméraires, même s'il existe une discontinuité tissulaire entre la paroi de corps du porte-greffe et celle du greffon, en raison de l'absence de nerf pédieux au niveau de la jonction entre ces 2 tissus ; ni la paroi de corps du porte-greffe, ni celle du greffon ne contiennent ce cordon nerveux nécessaire à l'induction parapodiale. Par contre, la réalisation de la greffe sur la face ventrale du porte-greffe, zone dans laquelle cheminent les nerfs pédieux, implique nécessairement la présence de ceux-ci au niveau de la soudure entre le porte-greffe et le greffon ; le trajet du nerf pédieux est alors partagé en 2 parties par le greffon. L'induction de parapodes surnuméraires peut alors se produire entre le greffon et le porte-greffe au niveau où parvient le fragment de nerf pédieux sectionné à condition qu'il existe une discontinuité tissulaire entre le porte-greffe et le greffon (BOILLY-MARER, 1971 a et b) ; en d'autres termes, l'induction parapodiale se produira pour des greffons de type dorsal puisque la greffe est réalisée sur la face ventrale du porte-greffe. L'obtention de parapodes surnuméraires dans tous les cas de greffe de territoire de régénérat aneurogénique (quelle que soit

son origine : ventrale ou dorsale) sur la face ventrale du porte-greffe, démontre donc, compte tenu des conditions d'induction parapodiale (BOILLY-MARER, 1971 a et b), que la paroi de corps du régénérat aneurogénique est uniquement de type dorsal et qu'elle est ainsi dépourvue de polarité dorso-ventrale.

II. - ANALYSE DE LA DIFFERENCIATION DE PARAPODES ET DE PAPILLES PYGIDIALES EN POSITION HETEROTOPIQUE

Nous envisagerons tout d'abord le cas des parapodes différenciés dans les régénérats partiellement innervés puis celui des parapodes surnuméraires apparaissant dans l'axe médio-ventral d'un segment "dénervé". Nous terminerons en analysant la disposition particulière des papilles pygidiales dans les régénérats aneurogéniques.

A - PARAPODES NEOFORMES DANS LES REGENERATS CAUDAUX PARTIELLEMENT INNERVES

Nous avons signalé dans le chapitre précédent que des parapodes peuvent apparaître en nombre limité (1, 2, 3 ou 4) à la base des régénérats édifiés en l'absence de chaîne nerveuse (voir Fig. 9, p.47). Des infiltrations de fibres nerveuses originaires 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 particulières (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. 9 a, b, c, d, e et g), soit à la limite souche-régénérat dans un plan subtransversal (Fig. 9 f, h et i) le cirre dorsal étant 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 (se référer à la figure 5 p. 24).

Si l'on tient compte des conditions du déclenchement de la morphogénèse parapodiale surnuméraire (BOILLY-MARER, 1971 a et b) et de celles de la régénération parapodiale (COMBAZ et BOILLY, 1971), la position et l'orientation des parapodes néoformés sur les régénérats partiellement innervés signifient que les zones situées de part et d'autre de ces parapodes ne sont pas de même nature, bien que faisant partie du même secteur

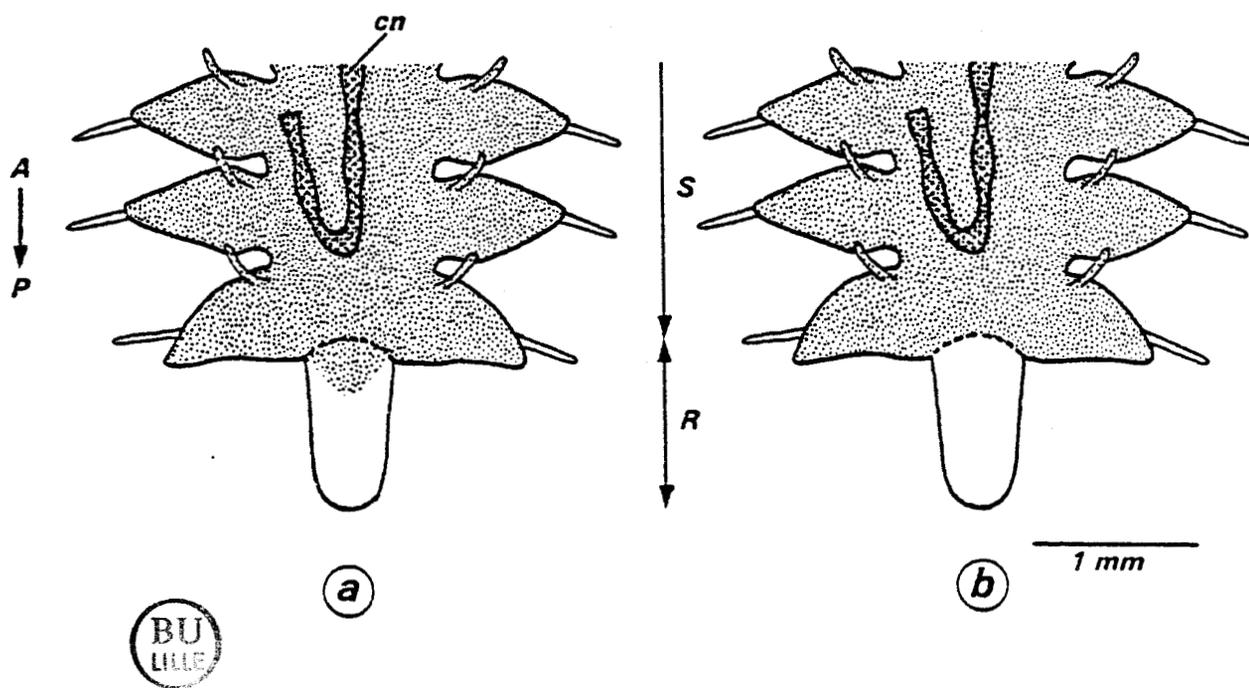


Fig. 13 - Régénération postérieure en l'absence de chaîne nerveuse chez *Nereis* (vue ventrale) : Schéma relatif à l'interprétation de la qualité de la paroi ventrale des régénérats partiellement innervés.

- a - Cas où les parapodes néoformés sont situés sur la partie distale du régénérat.
 b - Cas où le parapode néoformé est situé à la limite souche-régénérat.

---- : limite souche-régénérat

▒ : zone de nature "ventrale"

□ : zone de nature "dorsale"

A → P : axe antéro-postérieur

cn : chaîne nerveuse ; R : régénérat ; S : souche.

ventral. La zone située dans le prolongement de l'extrémité dorsale du parapode (zone distale du régénérat) serait de nature dorsale et la zone proximale du régénérat serait de nature ventrale, la limite entre ces deux régions étant perpendiculaire au plan dans lequel est disposé le parapode néoformé.

Le territoire ventral des régénérats édifiés en absence de chaîne nerveuse n'aurait donc pas toujours la même valeur et, suivant les cas, pourrait comprendre à la fois (Fig. 13 a) une zone de nature "dorsale" (la plus distale) et une zone de nature "ventrale" (la plus proximale) ou, comme chez les régénérats aneurogéniques, être uniquement de nature "dorsale" (Fig. 13 b). Dans ces conditions, les parapodes seraient disposés soit sur une ligne courbe, s'avancant plus ou moins en direction de l'extrémité du régénérat (Fig. 13 a) soit au niveau de la jonction entre la souche et le régénérat (Fig. 13 b).

B - NEOFORMATION DE PARAPODES SURNUMERAIRES DANS L'AXE MEDIO-VENTRAL D'UN SEGMENT "DENERVE"

Chez quelques rares opérés ayant subi l'ablation de la chaîne nerveuse (voir chapitre III), des parapodes surnuméraires sont apparus médio-ventralement à proximité de la zone de cicatrisation établie après la "dénervation". Dans le but d'obtenir d'autres cas de même type, mais comprenant cette fois une zone pariétale régénérée plus étendue, des ablations de chaîne nerveuse suivies de l'ablation d'un volet de paroi de corps adjacent à la chaîne nerveuse ont été réalisées.

Dans ce qui va suivre, la nature des tissus pariétaux régénérés ventralement en absence de chaîne nerveuse sera définie en fonction de la position et de l'orientation des formations parapodiales surnuméraires développées à ce niveau conformément aux conditions tissulaires nécessaires à leur déclenchement (BOILLY-MARER, 1971 a).

Chez les opérés survivants, ont été considérés comme exploitables, ceux dont la zone "dénervée" présente au moins un segment de longueur (Tableau VII, p. 80).

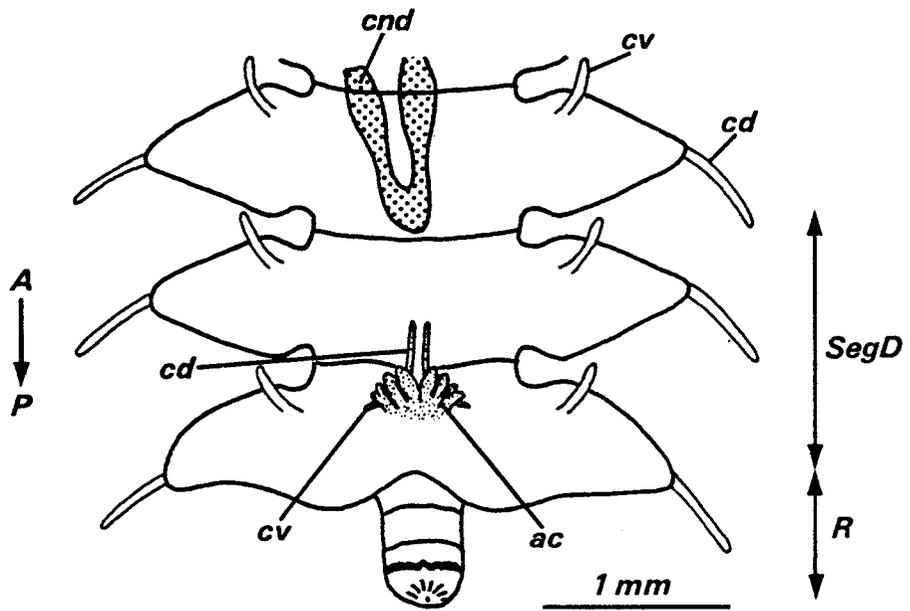


Fig. 14 - Néoformation, après ablation de la chaîne nerveuse et de l'épiderme sous-jacent, de 2 parapodes surnuméraires (figurés en pointillé) dans l'axe médio-ventral d'un segment "dénervé" de *Nereis diversicolor* : Vue ventrale.

A → P : axe antéro-postérieur

ac : acicule ; cd : cirre parapodial dorsal ; cnd : chaîne nerveuse déviée ; cv : cirre parapodial ventral ; R : régénérat ; SegD : segments "dénervés".



1 - Description des néoformations parapodiales surnuméraires observées chez *N. diversicolor* et *N. pelagica* après ablation de la chaîne nerveuse et de l'épiderme sous-jacent

Parmi 149 *N. diversicolor* et 229 *N. pelagica* considérées comme exploitables, nous avons observé médio-ventralement, dans le segment "dénervé" précédant la surface de section, l'apparition de 2 parapodes surnuméraires de petite taille chez 1 *N. diversicolor* et 2 *N. pelagica*, respectivement 1 mois et 4 mois après l'ablation de la chaîne nerveuse (Tableau VII, p. 80). Les parapodes néoformés sont symétriques par rapport à l'axe longitudinal médian de l'animal et accolés l'un à l'autre. Ils sont implantés dans un plan transversal passant soit à proximité du dissépiement séparant le dernier et l'avant-dernier segment "dénervés" (*N. diversicolor* : Fig. 14) soit par celui des parapodes en place (*N. pelagica*). Dans tous les cas, les parapodes surnuméraires présentent la même orientation : Leurs cirres dorsaux sont situés côte à côte sur l'axe médio-ventral de l'animal et leurs cirres ventraux sont dirigés vers les cirres ventraux en place du segment considéré.

2 - Obtention, chez *N. pelagica*, de néoformations parapodiales surnuméraires après ablation de la chaîne nerveuse et d'un volet de paroi de corps médio-ventrale

a) Protocole opératoire

L'ablation de la chaîne nerveuse est effectuée sur 2 à 4 segments de longueur. L'ablation d'un volet de paroi de corps médio-ventrale est ensuite réalisée dans les mêmes segments en pratiquant une incision longitudinale ventro-latérale de la paroi du corps (Fig. 15 a) soit d'un seul côté ou de chaque côté de l'axe médian pour une extirpation respectivement unilatérale (1/2 PV : Fig. 15 b) ou bilatérale (PV : Fig. 15 c) d'un fragment de paroi de corps ventrale. Chaque volet de paroi de corps ventrale est détaché de l'animal par une section transversale à la limite antérieure de la zone "dénervée" (Fig. 15 a). Des agrafes peu serrées rapprochent les deux bords de la plaie longitudinale sans les mettre en contact l'un de l'autre (Fig. 15 d).

Pour éviter au maximum le nombre d'autotomies en avant de la zone opérée, une section transversale est pratiquée systématiquement dans la partie postérieure de la zone opérée.

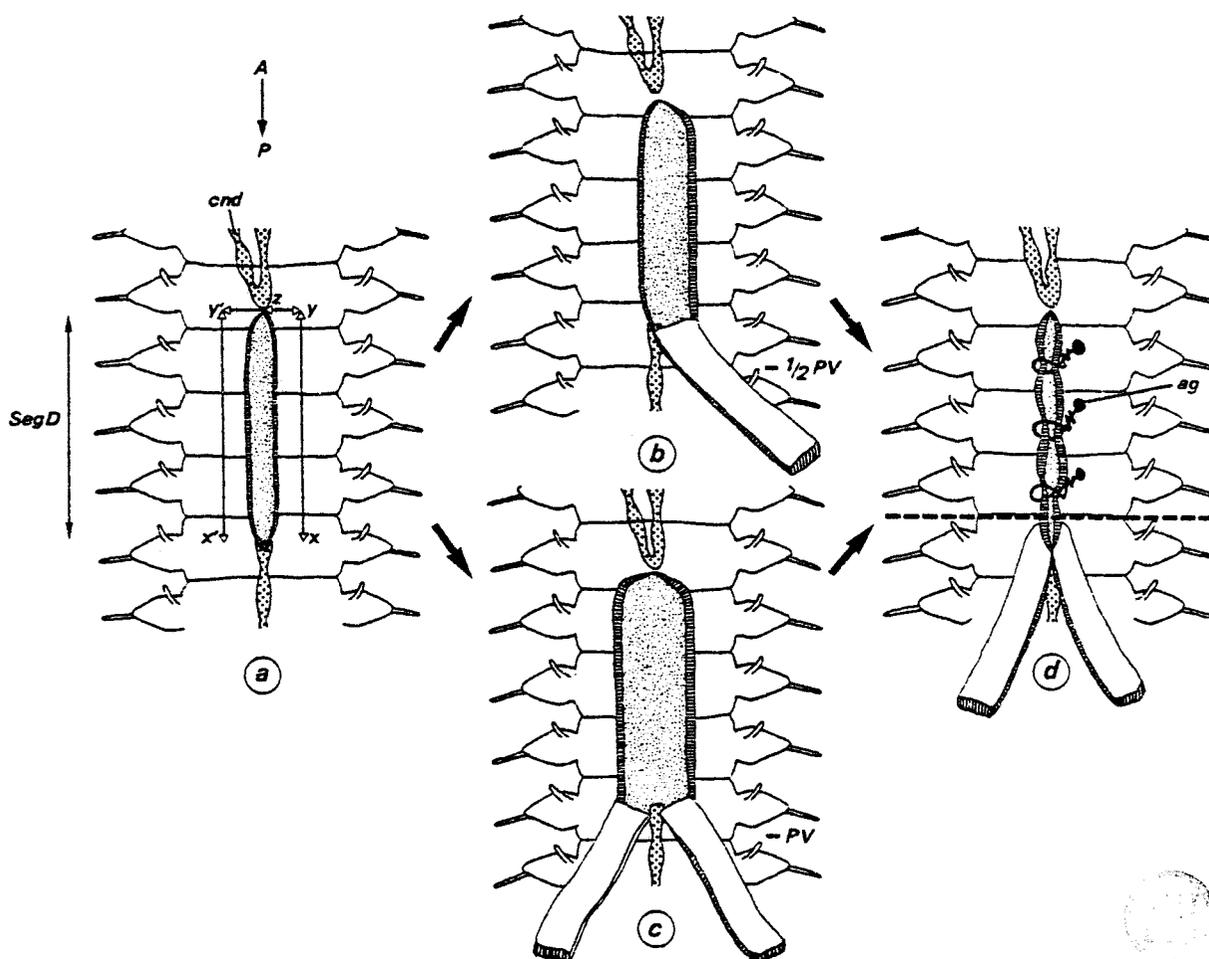


Fig. 15 - Ablation de la chaîne nerveuse accompagnée de celle (unilatérale ou bilatérale) d'un volet de paroi de corps ventrale : Protocole opératoire chez *Nereis pelagica* (vue ventrale).

a - Segments "dénérvés"

b et c - Ablation unilatérale (-1/2 PV) et bilatérale (- PV) d'un volet de paroi de corps médio-ventrale.

d - Rapprochement des bords de la plaie (à l'aide d'agrafes) : cas de l'expérience c .

↔ : niveaux de section de la paroi ventrale du corps pour l'extirpation unilatérale (xy et yz) ou bilatérale (xy, x'y' et y'y) d'un fragment de paroi de corps ventrale.

----- : niveau de l'amputation caudale

■ : intestin

A → P : axe antéro-postérieur

ag : agrafe en argent ; cnd : chaîne nerveuse déviée ; PV : paroi de corps médio-ventrale ; SegD : segments "dénérvés".

b) Résultats

Ils sont rassemblés dans le tableau VII.

TABLEAU VII

Néoformation, après divers types d'ablation de chaîne nerveuse, de parapodes surnuméraires dans l'axe médio-ventral d'un segment "dénervé" chez *Nereis diversicolor* et *Nereis pelagica*.

Espèce	Type d'opération	Nombre d'opérés exploitables	Nombre de cas		
			ne présentant pas de morphogenèse supplémentaire	présentant une ou plusieurs néoformations supplémentaires	
				indifférenciées	de type parapodial
<i>Nereis diversicolor</i>	-(CN + E) (378)*	149	148	0	1
<i>Nereis pelagica</i>	-(CN + E) (654)	229	227	0	2
	-(CN+1/2PV) (59)	22	22	0	0
	-(CN + PV) (17)	10	5	2	3

* : Entre parenthèses est indiqué le nombre d'animaux opérés

- : ablation

CN : chaîne nerveuse

E : épiderme sous-jacent à la chaîne nerveuse

1/2 PV : paroi de corps médio-ventrale située d'un seul côté de la chaîne nerveuse

PV : paroi de corps médio-ventrale située des 2 côtés de la chaîne nerveuse.

- Après ablation de la chaîne nerveuse et d'un fragment unilatéral de paroi de corps ventrale [opération de type -(CN + 1/2 PV)], aucune néoformation n'a été observée médio-ventralement dans la zone "dénervée" et ce jusqu'à 2 à 5 mois après l'opération.

- Par contre, lorsque l'ablation concerne la chaîne nerveuse et une bandelette de paroi de corps ventrale de chaque côté de la chaîne

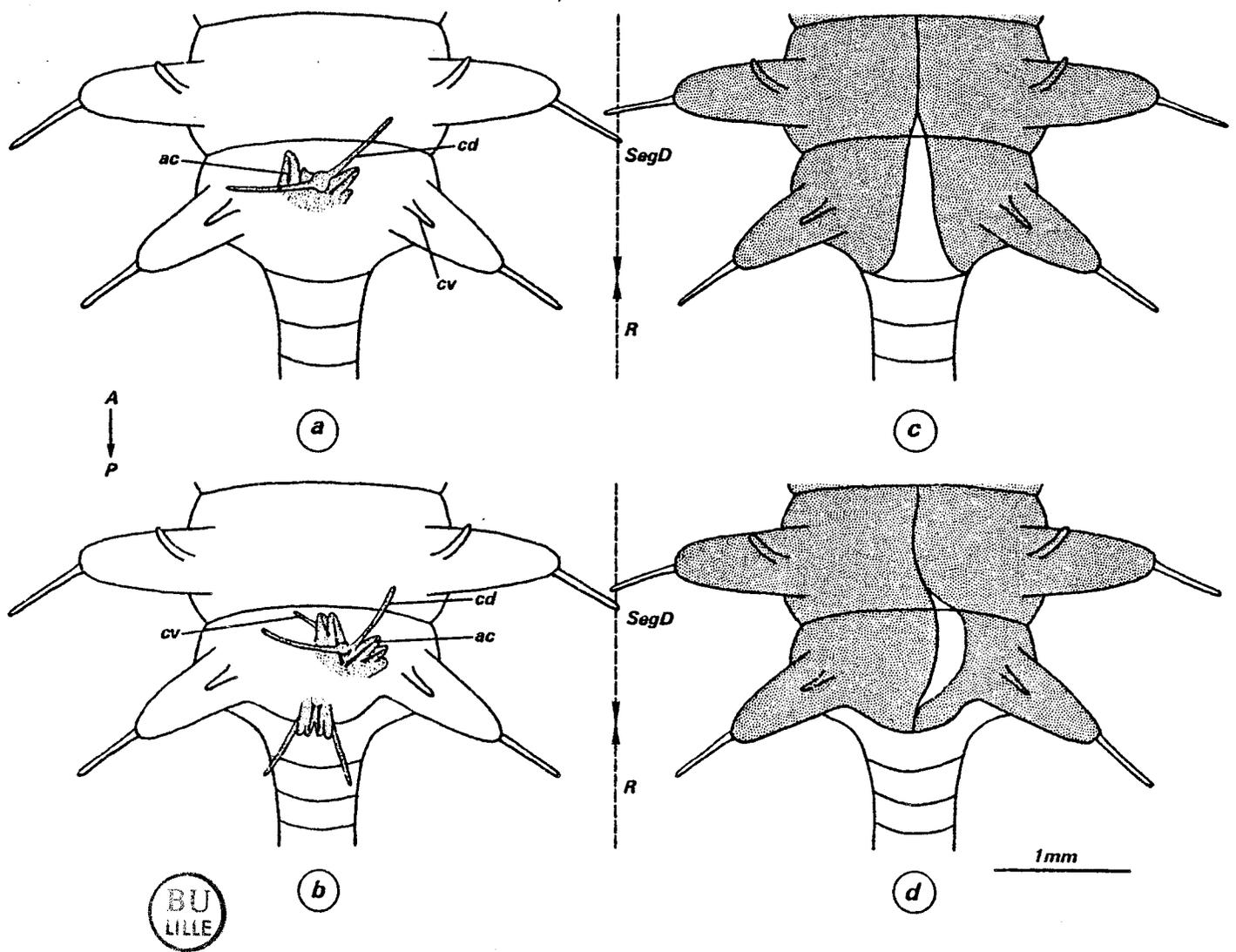


Fig. 16 - Néoformation, chez *Nereis pelagica*, de parapodes surnuméraires dans l'axe médio-ventral d'un segment ayant subi l'ablation de la chaîne nerveuse et d'un fragment de paroi de corps ventrale.

a et b - Vue ventrale des 2 cas obtenus.

c et d - Interprétation relative à la nature des tissus de la paroi ventrale.

-  : parapodes surnuméraires
-  : zone de nature "ventrale"
-  : zone de nature "dorsale"

A → P : axe antéro-postérieur

ac : acicule ; cd : cirre parapodial dorsal ; cv : cirre parapodial ventral ; R : régénérat ; SegD : segments "dénervés".

nerveuse [opération de type -(CN + PV)], on constate dans 50 % des cas l'apparition de néoformations indifférenciées (2 cas) ou de type parapodial (3 cas) médio-ventralement dans la zone opérée.

* Les néoformations surnuméraires indifférenciées se sont développées 1 mois 1/2 après l'opération, dans le 2ème segment précédant le plan de section. Elles présentent le même aspect indifférencié jusqu'à la fin de l'expérience (5 mois après l'opération).

* Les 3 cas de néoformations surnuméraires de type parapodial observés seront décrits successivement :

◦ Dans le 1er cas, la néoformation surnuméraire est composée de 2 très petits lobes maintenus par un acicule et portant quelques soies à arêtes. Elle s'est mise en place 2 mois après l'opération dans la partie basale du 2ème segment précédant le plan d'autotomie, à proximité du dissépinement. Cette néoformation est disposée dans un plan transversal au niveau de la zone de cicatrisation ventrale. Comme elle ne possède aucun cirre parapodial, son orientation n'a pas pu être déterminée.

◦ Dans le 2ème cas, une petite néoformation surnuméraire est apparue ventralement, 1 mois 1/2 après l'opération, entre les 2 parapodes en place du dernier segment "dénervé". Elle est constituée de 2 parapodes incomplets soudés entre eux et ne comprenant chacun qu'un seul lobe maintenu par 1 acicule et portant 1 cirre dorsal. Ces 2 parapodes disposés dans un plan transversal sont accolés par leur face dorsale, leurs cirres dorsaux étant juxtaposés sur l'axe médian (Fig. 16 a).

◦ Le 3ème cas observé montre, 1 mois 1/2 après l'opération, dans le segment "dénervé" précédant le plan d'amputation, 2 paires de parapodes ventraux.

• L'une est située médio-ventralement, à la limite entre le dernier segment de la souche et le régénérat. Les 2 parapodes, incomplets et soudés entre eux, sont symétriques par rapport à l'axe longitudinal médian ; leur cirre dorsal est dirigé vers l'apex du régénérat.

• L'autre est située ventro-latéralement, à proximité de l'axe médian du segment "dénervé" le plus caudal. Les 2 parapodes sont soudés entre eux, chacun est composé de 2 ou 3 lobes, muni de 2 acicules et porte 1 cirre dorsal. Le parapode le plus médian possède en outre 1 cirre ventral dirigé vers l'axe médian du segment. Ces 2 parapodes surnuméraires sont disposés dans un plan subtransversal et s'affrontent

par leur face dorsale, leurs cirres dorsaux étant juxtaposés (Fig. 16 b).

3 - Discussion

L'apparition de néoformations parapodiales supplémentaires est obtenue après une "dénervation" classique [de type $-(CN + E)$] ou une "dénervation" complétée par l'ablation d'un fragment de paroi de corps ventrale [de type $-(CN + PV)$].

Il convient de signaler que la proportion de morphogénèses parapodiales supplémentaires survenues dans la zone "dénervée" varie en fonction du protocole opératoire utilisé ; elle est :

- extrêmement faible (3 cas sur 378) après une "dénervation" classique, où les deux bords de la plaie ont été accolés dans le but d'obtenir une cicatrisation rapide.

- un peu plus élevée (3 cas sur 32) lorsque l'ablation de la chaîne nerveuse est accompagnée de celle d'un fragment de paroi de corps ventrale et que la plaie est laissée légèrement ouverte ; néanmoins dans ce dernier cas, il faut remarquer que les seuls résultats positifs obtenus l'ont été après une ablation de paroi de corps ventrale de part et d'autre de l'axe médian (3 cas sur 10).

Compte tenu des conditions de la mise en place d'une morphogénèse parapodiale supplémentaire (BOILLY-MARER, 1971 a et b), l'édification de 2 parapodes surnuméraires peut être considérée comme résultant de l'existence d'une disharmonie tissulaire à proximité des nerfs segmentaires de la paroi de corps ventrale, sectionnés à ce niveau.

Dans cette hypothèse, l'orientation des parapodes surnuméraires néoformés définie dans 5 cas sur 6 permet :

- d'une part de confirmer le maintien de la qualité "ventrale" de la paroi de corps ventrale du segment "dénervé".

- d'autre part de suggérer qu'il existe sur l'axe médio-ventral du segment souche contenant les parapodes surnuméraires (Fig. 16 c) ou à proximité de cet axe médian (Fig. 16 d), une bande de paroi de corps de qualité "dorsale" correspondant à la zone tégumentaire cicatrisée après ablation de la chaîne nerveuse. 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, dans ces conditions et ce, de

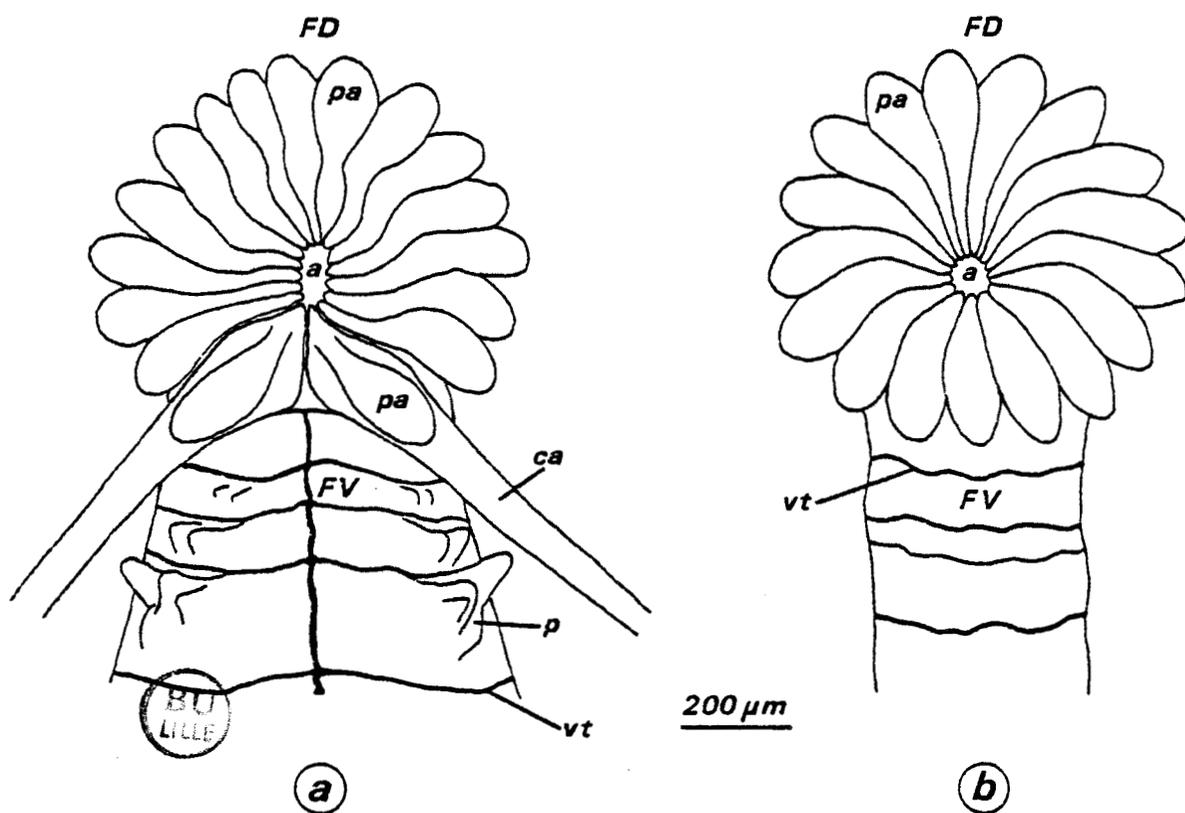


Fig. 17 - Régénération caudale chez *Nereis pelagica* : Répartition des papilles anales sur les pygidiums d'*Heteronereis* normale (a) ou aneurogénique (b).

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

la même façon que la face ventrale des régénérats aneurogéniques, la qualité ventrale des tissus dont il dérive.

En conclusion, lorsqu'il y a apparition de néoformations parapodiales supplémentaires, la cicatrisation de la plaie ventrale résulterait d'une régénération à partir de tissus avoisinants impliquant une prolifération cellulaire alors que dans la majorité des autres cas, qui ne présentent pas de morphogenèse supplémentaire, la fermeture de la plaie serait réalisée par apposition et soudure des bords de celle-ci.

C - PRESENCE CHEZ N. PELAGICA D'UN ANNEAU COMPLET DE PAPILLES PYGIDIALES SUR LES REGENERATS ANEUROGENIQUES D'HETERONEREIS

Au cours de l'hétéronéréidation, les *Nereis* différencient sur les faces dorsale et latérales du pygidium des formations tubulaires (= papilles pygidiales) et sur la face ventrale 2 grandes papilles insérées au dessus des cirres anaux. Ces papilles (caractère sexuel somatique mâle) sont impliquées dans l'évacuation du sperme au cours de la danse nuptiale. 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).

Chez des *Nereis* possédant un régénérat aneurogénique, nous avons provoqué l'épitoquie par ablation du cerveau (BOILLY-MARER et COMBAZ, 1972). Dans ce cas, on observe toujours la différenciation de papilles et ceci, dans un délai normal de 28 jours. Ces papilles apparaissent non seulement sur les faces dorsale et latérales, mais également sur la face ventrale (Pl. XIII, fig. g). Elles constituent ainsi une couronne complète autour de l'anüs (Fig. 17 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. 17 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.

III. - CONCLUSION

Lors de la régénération caudale, de même que lors de la régénération d'une paroi de corps en l'absence d'une amputation, la paroi de corps ventrale régénère en acquérant une qualité dorsale. Dans ces conditions, les régénérats édifiés en absence de chaîne nerveuse (régénérats aneurogéniques) sont totalement dépourvus de polarité dorso-ventrale ; d'autre part, la régénération d'une paroi de corps de type dorsal en position ventrale entraîne la néoformation de parapodes sur la face ventrale de l'animal. Ces résultats suggèrent que la qualité (ventrale ou dorsale) de la paroi de corps est déterminée par la présence ou non de la chaîne nerveuse au cours de la régénération.

CHAPITRE V

EXPRESSION ET ANALYSE DE LA POLARITE DORSO-VENTRALE DES
REGENERATS CAUDAUX EDIFIES EN PRESENCE
DE DEUX CHAÎNES NERVEUSES

Dans les deux chapitres précédents nous avons montré que chez les *Nereidae* le secteur ventral du régénérat caudal édifié en absence de chaîne nerveuse présente des caractères de type dorsal. Afin de préciser l'influence de la chaîne nerveuse dans l'établissement de la polarité dorso-ventrale, nous analyserons dans ce chapitre la capacité de la chaîne nerveuse à induire un territoire supplémentaire de type ventral par greffe de chaîne nerveuse en position dorsale.

I. - ETUDE MORPHOLOGIQUE ET HISTOLOGIQUE DES REGENERATS CAUDAUX EDIFIES EN PRESENCE DE DEUX CHAINES NERVEUSES

Nous avons tenté d'obtenir chez *Nereis pelagica* une régénération caudale en présence de 2 chaînes nerveuses (1 ventrale, normale et 1 en position hétérotopique, dorsale) en greffant un fragment de chaîne nerveuse, d'une longueur de 2 à 7 segments.

Ce type d'expérimentation a nécessité des séries opératoires témoins qui seront précisées par la suite.

Dans tous les cas, les animaux sont sectionnés dans la partie postérieure de la zone opérée soit immédiatement soit dans un délai maximum de 3 semaines après la greffe de la chaîne nerveuse. Les animaux en expérience sont observés jusqu'à 7 mois après l'opération.

A - TECHNIQUES OPERATOIRES

Toutes les implantations effectuées sont des autogreffes. Les greffons sont toujours placés parallèlement à l'axe céphalo-caudal du corps. Leur polarité est dans la majorité des cas conforme à celle du porte-greffe. Les quelques cas où la polarité a été inversée seront signalés dans le texte.

1 - Greffe d'une chaîne nerveuse supplémentaire en position dorsale

Le prélèvement des greffons (Fig. 18) s'effectue dans les segments situés en arrière de la zone opérée.

La chaîne nerveuse est dégagée selon la même technique que celle employée lors de la "dénervation" (voir matériel et techniques p. 7).

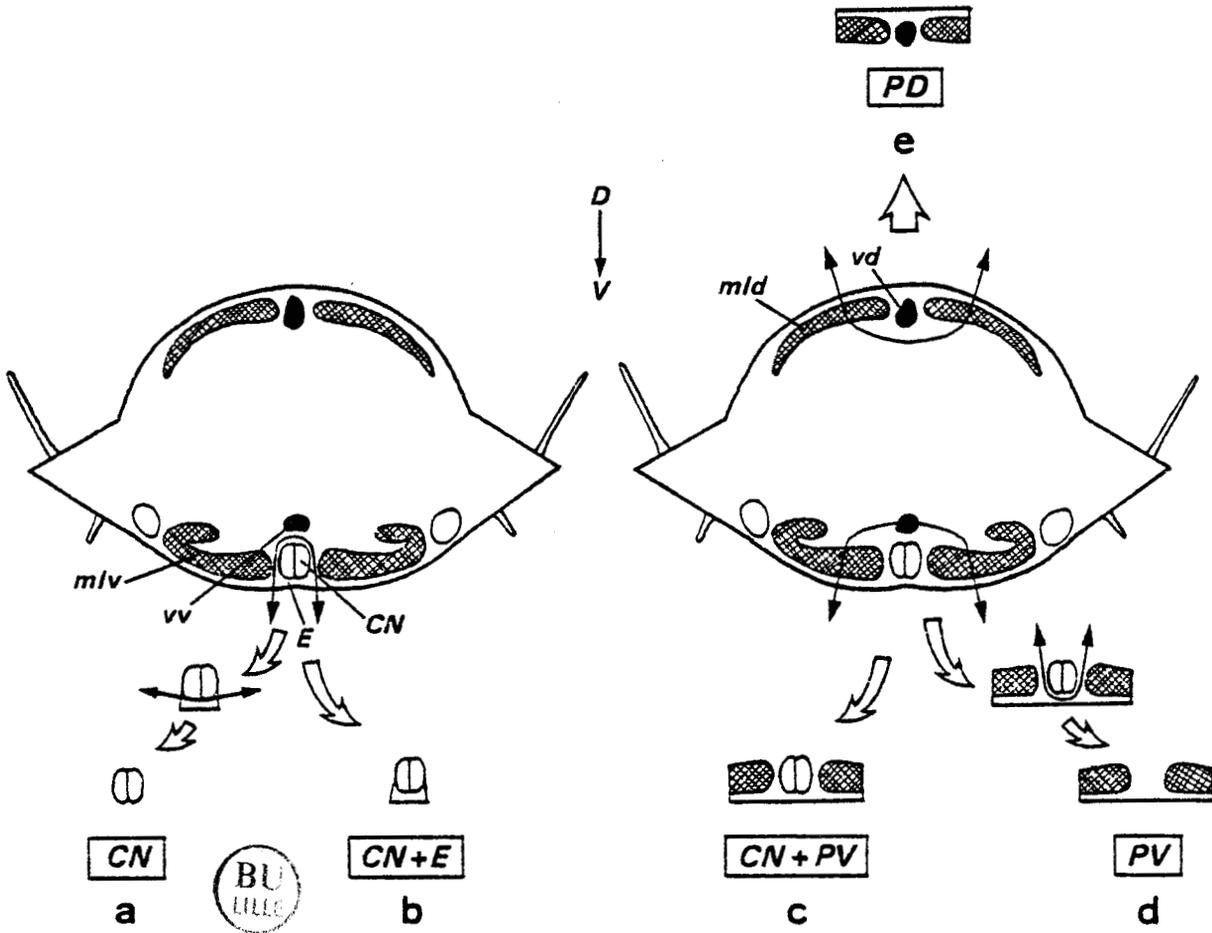


Fig. 18 - Technique de prélèvement des différents types de greffons :
 a et b - chaîne nerveuse accompagnée (CN + E) ou non (CN)
 de l'épiderme sous-jacent
 c - languette de paroi de corps médio-ventrale contenant la
 chaîne nerveuse (CN + PV)
 d - paroi de corps médio-ventrale (PV)
 e - paroi de corps médio-dorsale (PD)

↔ niveau d'incision de la paroi du corps

D → V : axe dorso-ventral

CN : chaîne nerveuse ; E : épiderme ; mld : muscle longitudinal dorsal ; mlv : muscle longitudinal ventral ; PD : paroi de corps médio-dorsale ; PV : paroi de corps médio-ventrale ; vd : vaisseau sanguin dorsal ; vv : vaisseau sanguin ventral.

La languette de paroi de corps contenant la chaîne nerveuse est détachée de la paroi ventrale par une section transversale à sa base.

En raison de l'absence de régénération présentée par la chaîne nerveuse isolée du tégument médio-ventral (CN), deux autres types de greffons ont été utilisés dans lesquels la chaîne nerveuse est associée aux tissus avoisinants, à savoir :

- Chaîne nerveuse accompagnée de l'épiderme sous-jacent (CN + E)
- Chaîne nerveuse incluse dans un volet de paroi de corps médio-ventrale (CN + PV).

a) Greffon constitué de la chaîne nerveuse isolée du tégument médio-ventral : Série expérimentale + CN

Dans ce cas, la languette de paroi de corps contenant la chaîne nerveuse est libérée de l'épiderme qui lui est attenant (Fig. 18 a).

Deux techniques ont été employées pour l'implantation (Fig. 19 a et b) :

α) Après avoir effectué 2 petites incisions transversales, un fragment de chaîne nerveuse est introduit, à l'aide d'un crochet, sous la paroi dorsale du corps, le plus près possible du vaisseau sanguin longitudinal. Chacune des extrémités de la chaîne nerveuse est amenée à l'extérieur et l'implant est maintenu par des agrafes (Fig. 19 a).

β) Un morceau de chaîne nerveuse est placé entre les deux bords d'une incision longitudinale médio-dorsale pratiquée dans la paroi du porte-grefe. Le greffon est maintenu dans cette position à l'aide d'agrafes traversant la chaîne nerveuse et le tégument du porte-grefe (Fig. 19 b).

b) Greffon constitué de la chaîne nerveuse et de l'épiderme sous-jacent : Série expérimentale +(CN + E)

Ce type de greffon ne contient pas de faisceaux musculaires longitudinaux (Fig. 18 b).

Comme précédemment, il est introduit médio-dorsalement soit sous la paroi dorsale de l'animal (Fig. 19 d) soit dans la paroi même du porte-grefe (Fig. 19 g). Dans ce dernier cas, le greffon est implanté entre les deux bords de la plaie obtenue par découpage d'une étroite languette (de même largeur que le greffon) de paroi médio-dorsale de corps contenant le

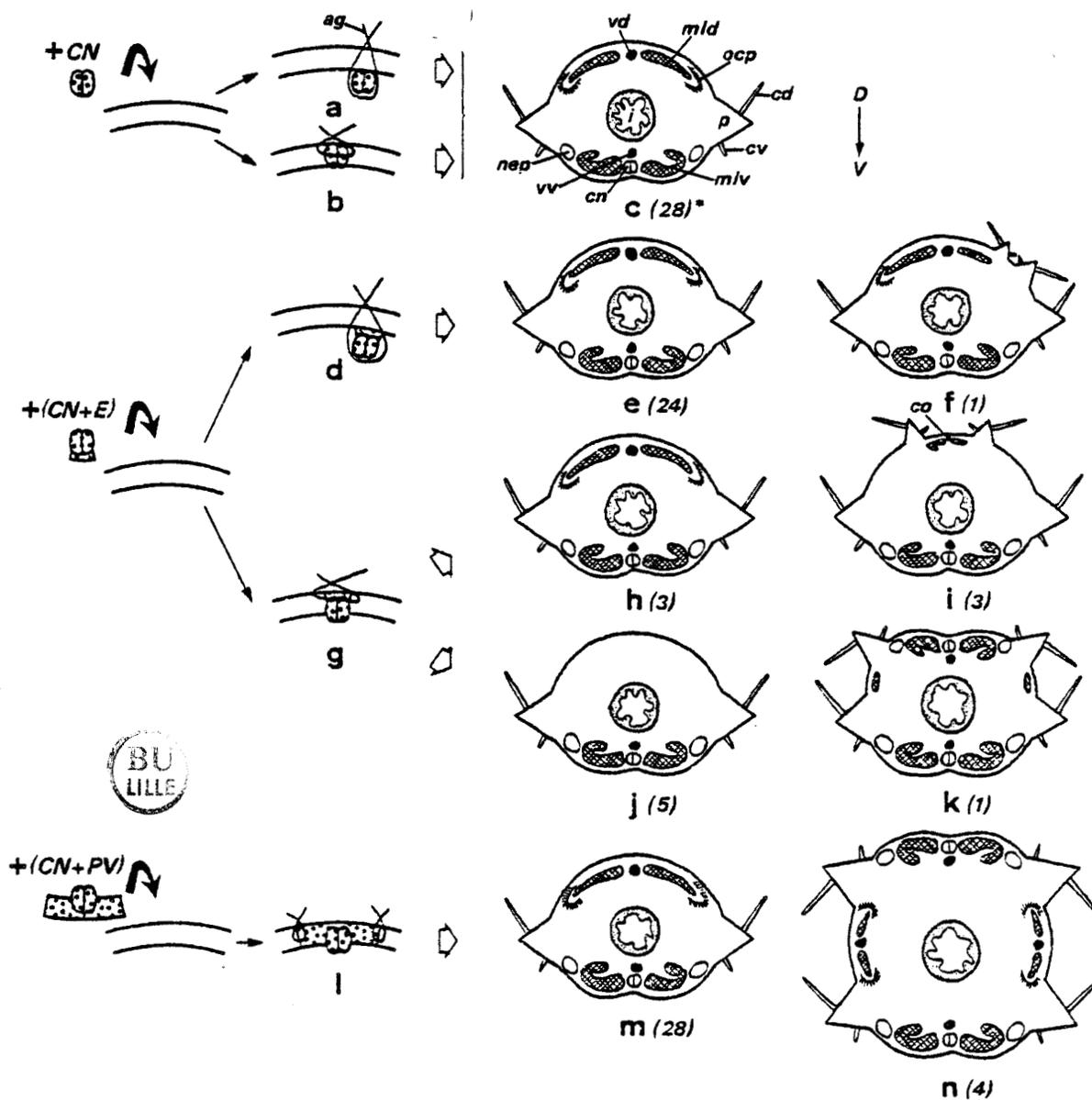


Fig. 19 - Régénération caudale chez *Nereis pelagica* en présence d'une chaîne nerveuse supplémentaire greffée en position dorsale (greffe hétérotopique) : Protocole opératoire et représentation schématique, en coupe transversale, des différents types de régénérats obtenus.

* Entre parenthèses : nombre de régénérats obtenus

+ : implantation

D → V : axe dorso-ventral

CN : chaîne nerveuse

E : épiderme sous-jacent à la chaîne nerveuse

PV : fragment de paroi médio-ventrale du corps

□ Paroi dorsale du porte-greffe

▣ Greffon d'origine ventrale

ag : agrafe ; cd : cirre parapodial dorsal ; cn : chaîne nerveuse ;
 co : cordon nerveux ; cv : cirre parapodial ventral ; i : intestin ;
 mld : muscle longitudinal dorsal ; mlv : muscle longitudinal ventral ;
 nep : néphridie ; ocp : organe cilio-phagocytaire ; p : parapode ;
 vd : vaisseau sanguin longitudinal dorsal ; vv : vaisseau sanguin longitudinal ventral.

vaisseau sanguin longitudinal. Pour obtenir un meilleur maintien du greffon, les agrafes sont introduites entre l'épiderme et la musculature de la paroi du porte-grefe et entre l'épiderme et la chaîne nerveuse du greffon (Fig. 19 g).

c) Greffon constitué d'un fragment de paroi de corps médio-ventrale contenant la chaîne nerveuse : Série expérimentale + (CN + PV)_{hét}

Ce type de greffon est obtenu en effectuant une incision longitudinale de la paroi du corps, latéro-ventralement de part et d'autre de la chaîne nerveuse (Fig. 18 c).

Le greffon est amené entre les deux bords d'une plaie médio-dorsale de la paroi du porte-grefe, les téguments du greffon et du porte-grefe étant réunis par des agrafes (Fig. 19 l).

2 - Opérations témoins

Les séries expérimentales relatives aux greffes d'une chaîne nerveuse supplémentaire en position hétérotopique ont concerné 3 types de greffons (CN, CN + E, CN + PV). Elles ont nécessité la réalisation d'opérations témoins mettant en cause les tissus ayant été greffés avec la chaîne nerveuse (épiderme, paroi de corps ventrale). Ainsi, 4 types d'opérations ont été effectués :

- Greffe d'une chaîne nerveuse en position homotopique.
- Greffe en position dorsale d'un fragment de paroi de corps médio-ventrale dépourvue de chaîne nerveuse.
- Ablation d'un fragment de paroi de corps médio-dorsale.
- Greffe d'un fragment de paroi de corps médio-dorsale à la place d'un fragment de paroi de corps médio-ventrale.

a) Greffe d'une chaîne nerveuse en position homotopique
(Fig. 20)

Comme précédemment, 3 types de greffons ont été utilisés (pour la technique de prélèvement de ces greffons, se référer à la figure 18) :

- Chaîne nerveuse seule (CN)
- Chaîne nerveuse associée à l'épiderme sous-jacent (CN + E)
- Chaîne nerveuse incluse dans un volet de paroi ventrale de corps (CN + PV).

PROCOLE OPERATOIRE

TYPES DE REGENERATS OBTENUS

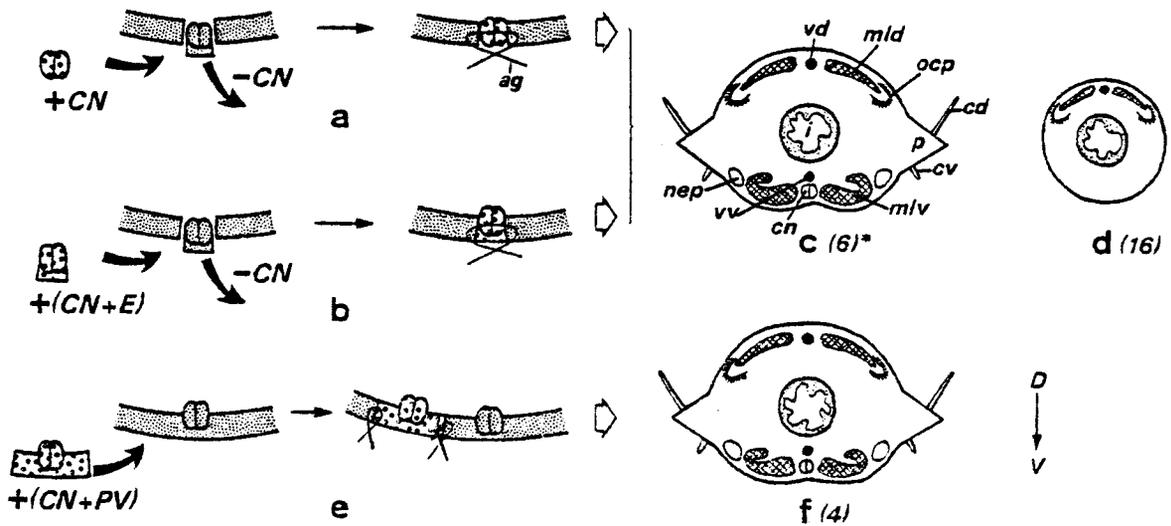


Fig. 20 - Régénération caudale chez *Nereis pelagica* en présence d'une chaîne nerveuse greffée en position ventrale (greffe homotopique) après ou non ablation de la chaîne nerveuse de l'animal opéré : Protocole opératoire et représentation schématique, en coupe transversale, des différents types de régénérats obtenus.

* Entre parenthèses : nombre de régénérats obtenus

+ : implantation

- : ablation

D → V : axe dorso-ventral

CN : chaîne nerveuse

E : épiderme sous-jacent à la chaîne nerveuse

PV : fragment de paroi médio-ventrale du corps

 Paroi ventrale du porte-greffe

 Greffon d'origine ventrale

ag : agrafe ; cd : cirre parapodial dorsal ; cn : chaîne nerveuse ;
 cv : cirre parapodial ventral ; i : intestin ; mld : muscle longitudinal dorsal ; mlv : muscle longitudinal ventral ; nep : néphridie ; ocp : organe cilio-phagocyttaire ; p : parapode ; vaisseau sanguin longitudinal dorsal ; vv : vaisseau sanguin longitudinal ventral.

Deux types de greffes ont été réalisées.

- α) Greffe d'une chaîne nerveuse accompagnée (CN + E)
 ou non (CN) de l'épiderme sous-jacent après ablation
 de la chaîne nerveuse en place (- CN) : Séries expé-
 rimentales - CN + CN et - CN + (CN + E) (Fig. 20
 a et b)

Les 2 types de greffons (CN et CN + E) sont implantés dans une zone préalablement "dénervée" entre les deux bords de la plaie médio-ventrale résultant de l'ablation de la chaîne nerveuse. Certains greffons ont été disposés selon une polarité inverse de celle du porte-greffe.

Ces opérations, où seule la chaîne nerveuse greffée est présente au front de l'amputation, ont été réalisées dans le but d'apprécier les conséquences de l'isolement et du déplacement de la chaîne nerveuse sur les capacités régénératrices de cette dernière au niveau du plan d'amputation.

- β) Greffe d'une chaîne nerveuse supplémentaire incluse
 dans un volet de paroi ventrale de corps : Série
 expérimentale + (CN + PV)_{hom} (Fig. 20 e)

Un greffon constitué d'un fragment de paroi ventrale de corps contenant la chaîne nerveuse (CN + PV) est implanté et maintenu à l'aide d'agrafes entre les deux bords d'une incision ventro-latérale de la paroi du corps du porte-greffe. Cette opération a pour but de contrôler si l'apport d'une chaîne nerveuse en position homotopique se traduit ou non par une organisation particulière du régénérat.

- b) Greffe en position dorsale d'un fragment de paroi de
corps médio-ventrale dépourvu de chaîne nerveuse :
Série expérimentale + PV (Fig. 21 a)

Ce type de greffon est obtenu en réalisant, ventro-latéralement de part et d'autre de la chaîne nerveuse, une incision longitudinale de la paroi du corps, suivie d'une ablation de la chaîne nerveuse (Fig. 18 d).

La greffe est réalisée exactement de la même manière que l'implantation en position dorsale d'un fragment de paroi ventrale de corps contenant la chaîne nerveuse [(CN + PV)] dont elle constitue le témoin.

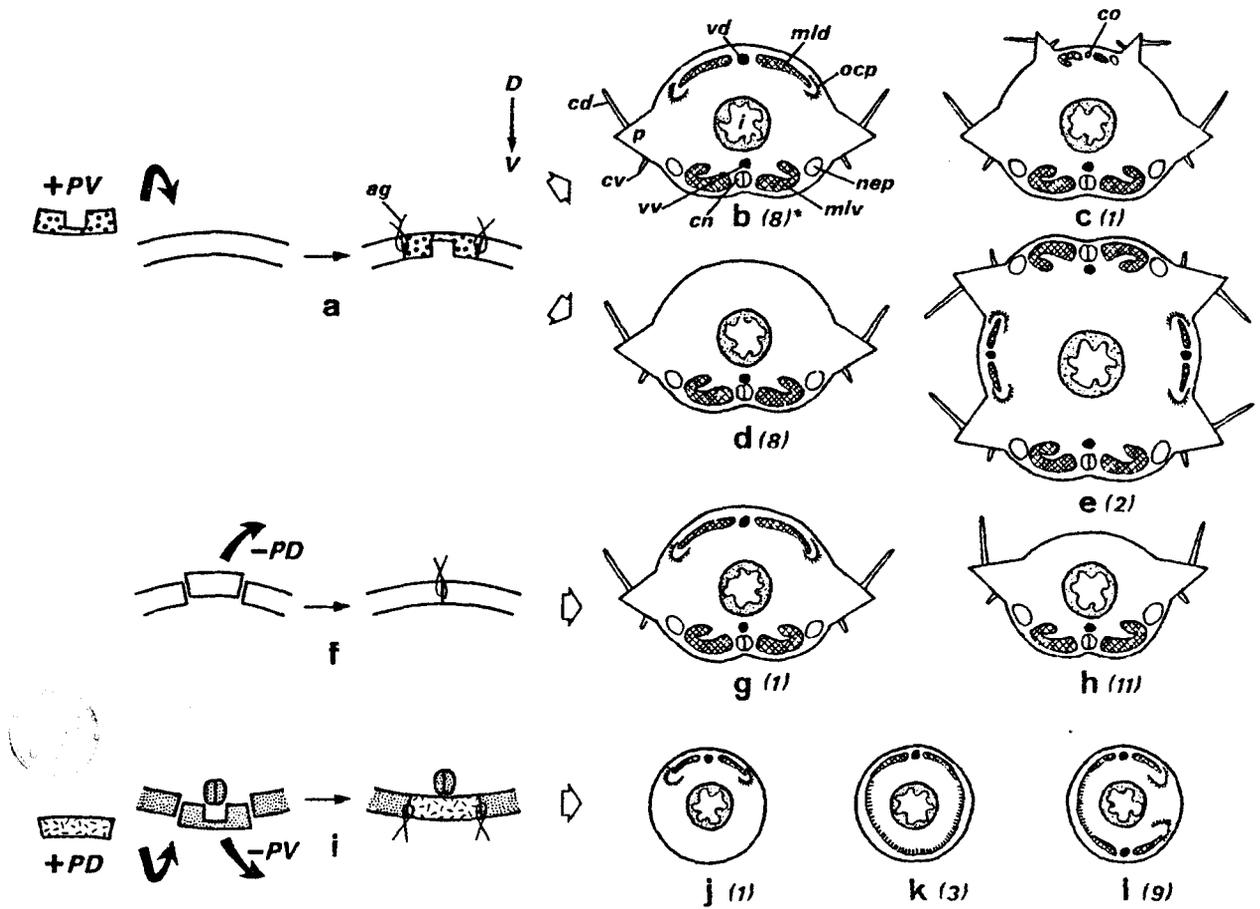


Fig. 21 - Régénération caudale chez *Nereis pelagica* après implantation ou ablation d'un morceau de paroi de corps dorsale ou ventrale suivie ou non d'implantation d'un fragment de paroi de corps dorsale : Protocole opératoire et représentation schématique, en coupe transversale, des différents types de régénérats obtenus.

* Entre parenthèses : nombre des régénérats obtenus

+ : implantation

- : ablation

D → V : axe dorso-ventral

PD : fragment de paroi médio-dorsale du corps

PV : fragment de paroi médio-ventrale du corps

▭ Paroi dorsale du porte-greffe

▨ Paroi ventrale du porte-greffe

▧ Greffon d'origine dorsale

▩ Greffon d'origine ventrale

ag : agrafe ; cd : cirre parapodial dorsal ; cn : chaîne nerveuse ; co : cordon nerveux ; cv : cirre parapodial ventral ; i : intestin ; mld : muscle longitudinal dorsal ; mlv : muscle longitudinal ventral ; nep : néphridie ; ocp : organe cilio-phagocytaire ; p : parapode ; vd : vaisseau sanguin longitudinal dorsal ; vv : vaisseau sanguin longitudinal ventral.

c) Ablation d'un fragment de paroi de corps médio-dorsale : Série expérimentale — PD (Fig. 21 f)

Un volet médio-dorsal de paroi de corps, d'une largeur correspondant à la moitié du territoire dorsal situé entre les parapodes et contenant le vaisseau sanguin longitudinal dorsal, est extirpé en incisant de chaque côté la paroi du corps sur 5 à 6 segments de longueur. Les deux bords de la plaie sont rapprochés par des agrafes au niveau de chaque segment opéré. Le but de cette opération est d'examiner comment s'organise la paroi dorsale du régénérat lorsque la souche est privée d'une partie du territoire dorsal au niveau de l'amputation.

d) Grefe d'un fragment de paroi de corps médio-dorsale à la place d'un fragment de paroi de corps médio-ventrale : Série expérimentale — PV + PD (Fig. 21 i)

Un fragment de paroi de corps médio-dorsale, d'une largeur correspondant à la moitié du secteur dorsal, est prélevé selon une technique décrite dans la figure 18 e. Il est implanté ventralement après ablation d'une languette de paroi médio-ventrale de corps de même largeur que le greffon, en laissant la chaîne nerveuse en place.

B - RESULTATS

Ils sont consignés dans les tableaux VIII, IX et X. Dans tous les cas, ont été considérés comme cas exploitables les individus survivants chez lesquels le plan d'autotomie se situe dans la zone opérée.

Nous envisagerons, successivement sur les plans morphologique et histologique, la régénération caudale en présence d'une chaîne nerveuse supplémentaire dorsale puis celle des témoins.

1 - Régénération caudale en présence d'une chaîne nerveuse supplémentaire greffée dorsalement (Tableau VIII et Fig. 19)

a) Régénération après greffe de chaîne nerveuse isolée du tégument : Série +CN

Quel que soit le lieu d'implantation (sous ou dans la paroi dorsale du corps: Fig. 19 a et b), le régénérat édifié est identique morphologiquement et histologiquement à un régénérat normal obtenu après simple amputation (Fig. 19 c). Dans tous les cas, l'extrémité de la chaîne nerveuse greffée est absente du front de l'amputation.

TABLEAU VIII

Régénération caudale chez *Nereis pelagica* en présence d'une chaîne nerveuse supplémentaire greffée en position dorsale (greffes hétérotopiques).

Type d'opération	Lieu de l'implantation	Nombre d'opérés exploitables	Types de régénérats obtenus (nombre de cas)		
			Normaux	A secteur dorsal incomplet	A secteur dorsal atypique
+ CN (38) *	sous PD (18) *	15	15	0	0
	PD (20)	13	13	0	0
+ (CN + E) (57)	sous PD (37)	25	24	0	1
	PD (20)	12	3	5	4
+(CN + PV) (86) <i>hét</i>	PD	32	28	0	4

* Entre parenthèses est indiqué le nombre d'animaux opérés

+ : Implantation

CN : Chaîne nerveuse

E : Épiderme sous-jacent à la chaîne nerveuse

PD : Paroi de corps dorsale

PV : Fragment de paroi de corps médio-ventrale

hét : Greffe hétérotopique (Abréviation employée dans le but de différencier ce type d'opération de celui figurant dans le Tableau IX).

b) Régénération après greffe de chaîne nerveuse et de l'épiderme sous-jacent : Série +(CN + E)

Selon le lieu d'implantation du greffon (Fig. 19 d et g), les résultats diffèrent.

α) Greffon implanté sous la paroi dorsale du corps
.....
(Fig. 19 e et f)

La greffe d'un fragment de chaîne nerveuse effectuée dans ces conditions n'influe pratiquement pas sur la régénération postérieure qui est en effet normale chez 24 des 25 opérés exploitables (Fig. 19 e).

Dans un seul cas (Fig. 19 f), nous avons obtenu un régénérat dont le premier segment présente un secteur dorsal atypique. Ce dernier se caractérise notamment par la présence de 2 parapodes supplémentaires, apparaissant respectivement 1 mois 1/2 et 2 mois après l'amputation (Fig. 22). Les parapodes surnuméraires sont situés latéro-dorsalement et disposés dans un plan transversal passant par les parapodes normaux. Ces parapodes, dont les faces ventrales sont juxtaposées, sont orientés de telle sorte que leurs faces dorsales sont en regard des cirres dorsaux des parapodes latéraux normalement régénérés qui leur sont contigus.

L'étude histologique montre que chez les individus régénérant normalement, l'extrémité de la chaîne nerveuse greffée est absente du front de section. Par contre, chez l'individu présentant un secteur dorsal atypique, on constate que la chaîne nerveuse greffée a régénéré, en direction caudale, deux cordons nerveux différenciant chacun un ganglion situé dans la zone ventrale à la base de chaque parapode surnuméraire (Pl. XV, fig. a et b). Ces cordons et ganglions nerveux représentent les nerfs et ganglions pédieux des parapodes surnuméraires ; ils ne se prolongent pas en arrière de ces derniers.

β) Greffon implanté dans la paroi dorsale du corps
.....
(Fig. 19 h, i, j et k)

Si les régénérats obtenus dans ces conditions possèdent toujours un secteur ventral normal, ils peuvent présenter un secteur dorsal soit normal (3 cas sur 12), soit incomplet (5 cas sur 12) soit atypique (4 cas sur 12).

* Régénérats à secteur dorsal normal (Fig. 19 h)

Ils sont identiques à des régénérats provenant d'individus témoins n'ayant reçu aucun implant nerveux. Leur examen histologique révèle que la chaîne nerveuse greffée n'a pas régénéré dans le régénérat

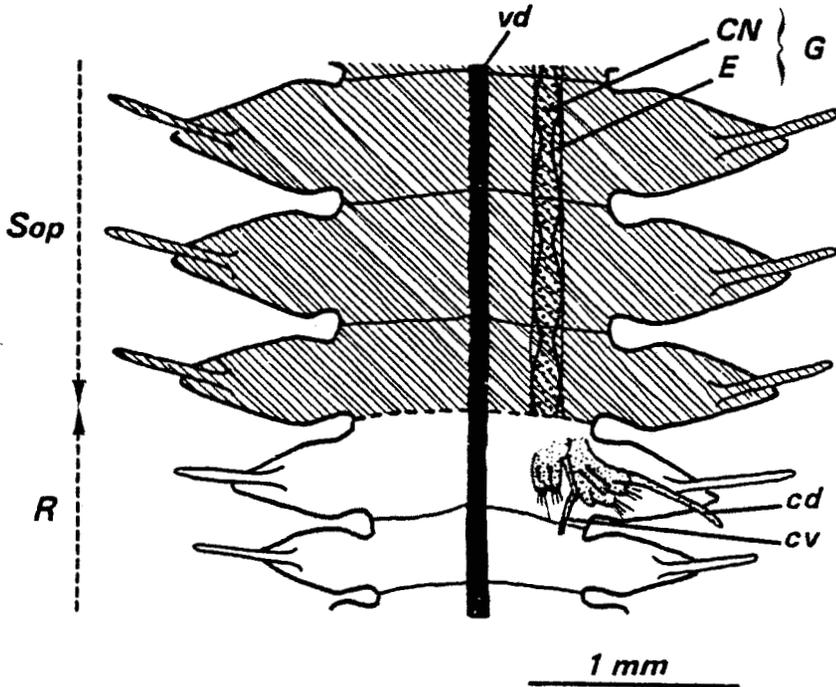


Fig. 22 - Régénération caudale chez *N. pelagica* en présence d'une chaîne nerveuse (CN) greffée avec l'épiderme sous-jacent (E) sous la paroi dorsale du corps : Cas d'obtention d'un régénérat à secteur dorsal atypique.

Vue dorsale des derniers segments souches opérés (Sop) et de la base du régénérat (R) 3 mois après l'amputation. Remarquer la néoformation de 2 parapodes supplémentaires sur la face dorsale du premier segment régénéré.

-  Souche
-  Régénérat
-  Formations surnuméraires

cd : cirre parapodial dorsal ; cv : cirre parapodial ventral ;
G : greffon ; vd : vaisseau sanguin dorsal.

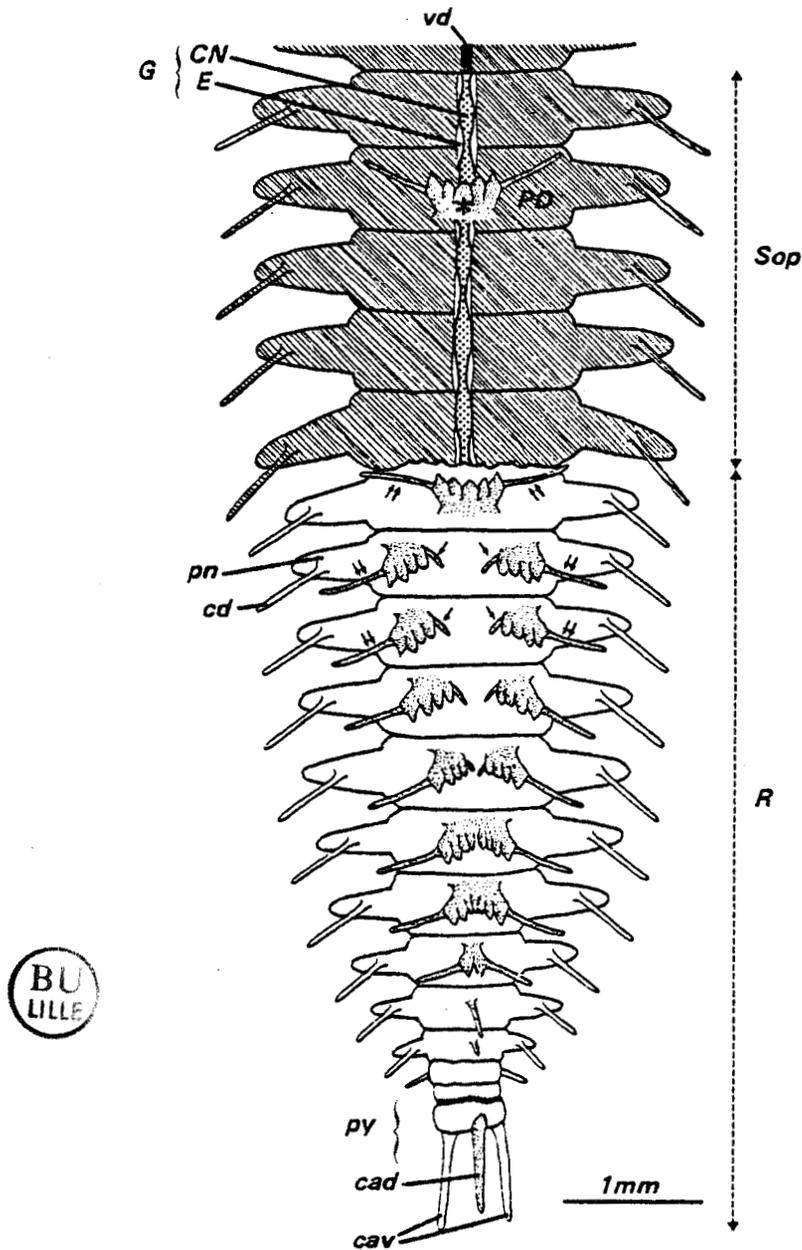


Fig. 23 - Régénération caudale chez *N. pelagica* en présence d'une chaîne nerveuse (CN) greffée avec l'épiderme sous-jacent (E) dans la paroi dorsale du corps : Cas d'obtention d'un régénérat à secteur dorsal atypique.

Vue dorsale des segments souches opérés (Sop) et du régénérat (R) 2 mois 1/2 après l'amputation. Remarquer, dans le régénérat, la présence de 2 rangées de parapodes surnuméraires dorsaux dont les cirres ventraux (→) se font face et les cirres dorsaux (⇨) sont dirigés vers les cirres dorsaux (cd) des parapodes normaux (pn) régénérés. Noter l'apparition de 2 parapodes surnuméraires (*) au niveau de la zone de contact du greffon (G) et de la paroi dorsale (PD) de l'opéré.

-  Souche
-  Régénérat
-  Formations surnuméraires

cad : cirre anal dorsal ; cav : cirre anal ventral ; py : pygidium ; vd : vaisseau sanguin dorsal.

postérieur alors qu'elle est présente dans la souche.

* Régénérats à secteur dorsal incomplet (Fig. 19 j)

Ils ne présentent pas de vaisseau sanguin longitudinal dorsal sur toute leur longueur. De plus, dorsalement, aucune chaîne nerveuse régénérée n'est visible par transparence. L'analyse histologique de ces régénérats confirme dans le secteur dorsal l'absence de chaîne nerveuse et de vaisseau sanguin longitudinal ; elle permet en outre de constater l'absence des faisceaux musculaires longitudinaux et des organes cilio-phagocytaires.

* Régénérats à secteur dorsal atypique (Fig. 19 i et k)

Ils se caractérisent principalement par l'existence de parapodes surnuméraires dorsaux. Toutefois, 2 types de régénérats peuvent être distingués selon qu'une chaîne nerveuse dorsale est absente ou présente :

■ Dans le premier type (Fig. 19 i), seuls les segments proximaux du régénérat sont anormaux, les plus distaux étant identiques à ceux des régénérats à secteur dorsal incomplet. Dans les 3 cas observés, la proportion de segments anormaux est respectivement de 1/9, 6/9 et 10/11. Dans le dernier cas cité, un cirre anal médio-dorsal est observé sur le pygidium néoformé (Fig. 23).

La partie dorsale de ces régénérats se distingue d'un territoire dorsal normal, d'une part par la présence d'une paire de parapodes surnuméraires par segment disposés (Fig. 23) soit latéro-dorsalement soit médio-dorsalement (dans le cas où les parapodes sont soudés entre eux) et d'autre part par l'absence d'un vaisseau sanguin longitudinal dorsal. Les parapodes surnuméraires sont disposés dans le même plan transversal que les parapodes normaux ; ils sont orientés de telle sorte que leur cirre dorsal est dirigé vers la rame dorsale du parapode normal, leurs rames ventrales se faisant face ou étant soudées entre elles au niveau de l'axe médian.

L'étude histologique des segments proximaux de ce type de régénérat montre que la chaîne nerveuse greffée n'a pas régénéré de chaîne nerveuse typique mais uniquement un ou deux cordons nerveux médians longitudinaux, de très petite taille comparée à celle de la chaîne nerveuse régénérée ventralement dans les mêmes segments (Pl. XV, fig. c). Des cordons nerveux transversaux, provenant du cordon longitudinal dorsal, innervent les parapodes surnuméraires. Deux petits faisceaux musculaires longitudinaux sont disposés entre les deux rangées de parapodes dorsaux. Par contre,

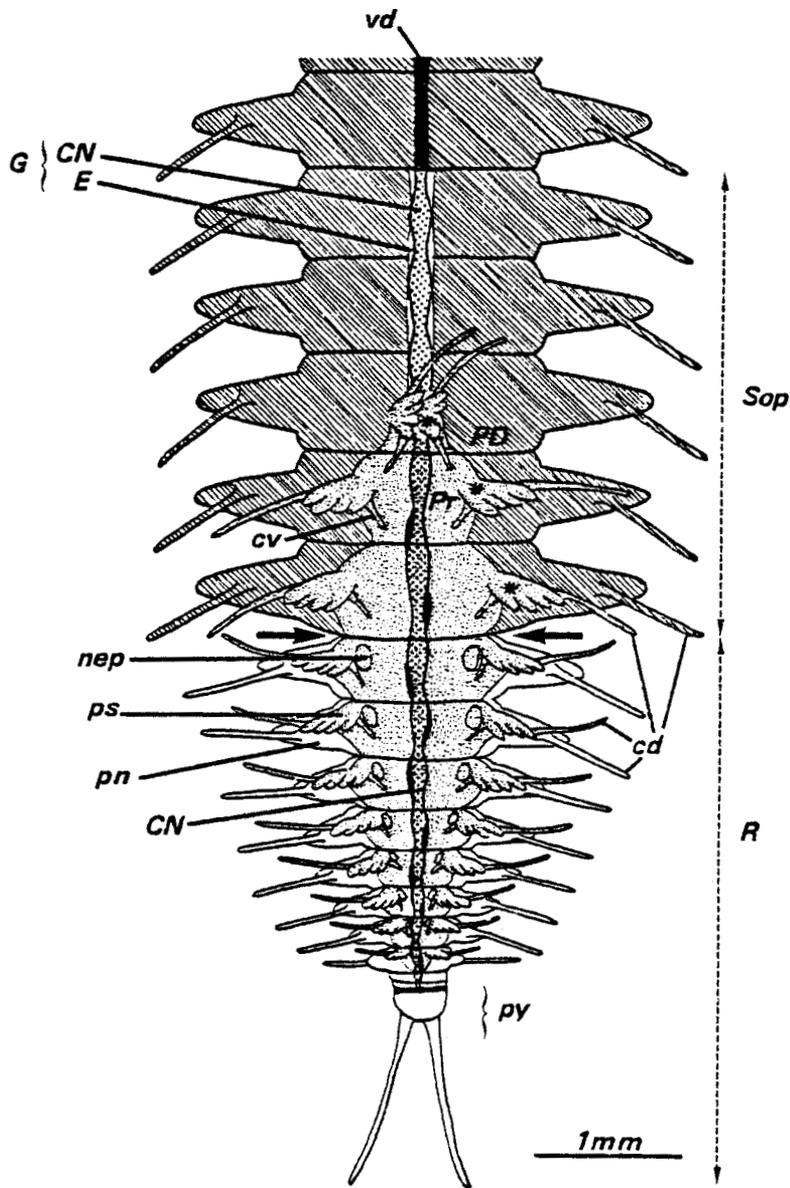


Fig. 24 - Régénération caudale chez *N. pelagica* en présence d'une chaîne nerveuse (CN) greffée avec l'épiderme sous-jacent (E) dans la paroi dorsale : Cas d'obtention d'un régénérat à secteur dorsal atypique. Vue dorsale des segments opérés (Sop) et du régénérat (R) 4 mois après l'amputation. Noter dans le régénérat la présence des structures ventrales (chaîne nerveuse : CN ; néphridies : nep) et des parapodes surnuméraires (ps) en position dorsale. Observer dans les derniers segments souches opérés la régénération, médio-dorsalement, d'une paroi de corps contenant une chaîne nerveuse et bordée au niveau de la zone de contact avec la paroi de corps dorsale, de parapodes surnuméraires (*).

- niveau de l'amputation
- ▨ Souche
- Régénérat
- ▤ Formations surnuméraires

cd : cirre parapodial dorsal ; cv : cirre parapodial ventral ; G : greffon ; PD : paroi dorsale du porte-grefe ; pn : parapode normal ; Pr : paroi de corps régénérée ; py : pygidium ; vd : vaisseau sanguin dorsal.

aucune néphridie n'a pu être observée dans la zone dorsale de ce type de régénérat.

■ Le deuxième type de régénérat concerne 1 seul cas (Fig. 19 k) chez lequel le secteur dorsal de tous les segments, excepté celui du pygidium, est anormal.

Chez cet animal, la zone dorsale régénérée contient un territoire médian, d'aspect identique à celui d'un territoire ventral normal, délimité par 2 rangées de parapodes supplémentaires latéro-dorsaux (Fig. 24). Le territoire médio-dorsal se caractérise par la présence d'une chaîne nerveuse axiale visible par transparence sous laquelle chemine un vaisseau sanguin longitudinal ; cette chaîne nerveuse est soulignée sur toute la longueur du régénérat par une dépression. En outre, le territoire médio-dorsal présente latéralement 2 néphridies par segment, celles-ci étant repérables par leur sac néphridial blanchâtre (Fig. 24), visible par transparence. Les parapodes surnuméraires sont disposés dans les mêmes plans transversaux que les parapodes normaux, mais l'orientation dorso-ventrale des parapodes normaux et des parapodes surnuméraires est opposée : Les parapodes normaux et supplémentaires se font face par leur rame dorsale, les cirres ventraux étant dirigés respectivement ventralement pour les parapodes normaux et dorsalement pour les parapodes surnuméraires (Fig. 19 k).

Ce régénérat renferme donc 2 territoires de nature ventrale :

- l'un, situé en position ventrale normale,
- l'autre, situé en position dorsale et régénéré en présence d'une chaîne nerveuse néoformée à partir de la chaîne nerveuse greffée.

Ces 2 secteurs "ventraux" sont séparés par 2 secteurs "dorsaux" de taille réduite situés latéralement entre les 2 rangées de parapodes normaux et supplémentaires.

Dans les 2 segments opérés situés en deçà du plan d'amputation, on peut remarquer, de part et d'autre de la chaîne nerveuse greffée, l'existence d'une portion de paroi de corps régénérée. A la limite entre cette paroi de corps régénérée en présence de la chaîne nerveuse et la paroi dorsale de la souche, on note une néoformation de parapodes supplémentaires (Fig. 24). Ceux-ci sont orientés de telle sorte que leur rame ventrale est dirigée vers le secteur pariétal régénéré et leur rame dorsale vers la paroi dorsale de la souche.

c) Régénération après greffe d'un fragment de paroi de corps médio-ventrale contenant la chaîne nerveuse :
Série +(CN + PV)_{hét} (Fig. 19 m et n)

Les régénérats obtenus dans ces conditions présentent toujours un secteur ventral normal. Le secteur dorsal est, quant à lui, le plus souvent normal (28 cas sur 32) ; il peut néanmoins dans quelques cas (4/32) présenter un aspect atypique (COMBAZ, 1975).

* Régénérats à secteur dorsal normal (Fig. 19 m)

Ils sont semblables à ceux d'animaux témoins n'ayant reçu aucun greffon et ne présentent pas de chaîne nerveuse dorsale néoformée dans le régénérat caudal.

* Régénérats à secteur dorsal atypique (Fig. 19 n)

Le régénérat complet (2 cas sur 4) (Pl. XIV, fig. a, b et d), ou la partie proximale de celui-ci (2 cas sur 4) (Pl. XIV, fig. c et e) est atypique, l'extrémité du régénérat étant alors identique à celle d'un régénérat obtenu après simple amputation. Dans la partie anormale de ces régénérats, la zone dorsale comprend un territoire surnuméraire possédant une chaîne nerveuse axiale située dans le prolongement de la chaîne nerveuse greffée et limitée par 2 rangées de parapodes surnuméraires ; ces derniers sont implantés entre le territoire surnuméraire et la paroi de corps dorsale du régénérat et disposés dans des plans transversaux passant par les parapodes normaux ; ils sont orientés de telle sorte que leur face dorsale est contiguë à celle des parapodes normaux du segment correspondant.

Le pygidium régénéré porte 2 cirres ventraux normaux et 1 ou 2 cirres dorsaux supplémentaires situés dans le prolongement de la chaîne nerveuse dorsale (Pl. XIV, fig. a et d).

L'examen histologique de tels régénérats (Pl. XV, fig. d et e) confirme la présence, dans le secteur dorsal, de structures ventrales typiques (chaîne nerveuse, vaisseau sanguin longitudinal, 2 faisceaux musculaires longitudinaux de type ventral et 2 néphridies segmentaires). Chacun des 2 secteurs dorsaux situés de part et d'autre du territoire surnuméraire médian présente toutes les structures caractéristiques d'un territoire de nature dorsale (2 faisceaux musculaires longitudinaux, un vaisseau sanguin longitudinal et 2 organes cilio-phagocytaires segmentaires).

Le régénérat est donc constitué de 2 ensembles identiques symétriques dorso-ventralement.

TABLEAU IX

Régénération caudale chez *Nereis pelagica* en présence d'une chaîne nerveuse greffée en position ventrale après ablation ou non de la chaîne nerveuse en place (greffes homotopiques).

Type d'opération	Lieu de l'opération	Polarité longitudinale de l'implant	Nombre d'opérés exploitables	Types de régénérats obtenus (nombre de cas)		
				Normaux	Incomplets	
					Aneurogéniques	Partiellement innervés
- CN + CN (20)*	PV	normale (10)*	4	1	2	1
		inversée (10)	4	2	2	0
- CN + (CN+E) (30)	PV	normale (20)	9	1	4	4
		inversée (10)	5	2	2	1
+ (CN + PV) (10) <i>hom</i>	PV	normale	4	4	0	0

* Entre parenthèses est indiqué le nombre d'animaux opérés

+ : Implantation

- : Ablation

CN : Chaîne nerveuse

E : Epiderme sous-jacent à la chaîne nerveuse

PV : Paroi de corps médio-ventrale

hom : Greffe homotopique (Abréviation employée dans le but de différencier ce type d'opération de celui figurant dans le Tableau VIII).

2 - Régénération caudale des témoins (Tableaux IX et X ; Fig. 20 et 21)

a) Régénération en présence d'une chaîne nerveuse greffée ventralement (Fig. 20 et Tableau IX)

- α) Greffe d'une chaîne nerveuse, accompagnée (CN + E)
 ou non (CN) de l'épiderme sous-jacent, après abla-
 tion de la chaîne nerveuse en place : Séries
 - CN + CN et - CN + (CN + E)

Dans tous les cas (greffon de type CN ou CN + E) et ceci quelle que soit la polarité de l'implant, la régénération est soit normale (Fig. 20 c) c'est-à-dire analogue à celle des animaux uniquement amputés, soit incomplète (Fig. 20 d). Dans ce dernier cas, les régénérats édifiés, analogues à ceux observés chez les *Nereis* "dénervées" (voir chapitre III), sont soit aneurogéniques soit partiellement innervés.

Une étude histologique des opérés confirme les observations morphologiques quant à l'organisation des régénérats obtenus ; elle montre en effet que si la chaîne nerveuse greffée a régénéré postérieurement dans les segments normaux, elle est par contre absente dans les régénérats aneurogéniques ou partiellement innervés.

- β) Greffe d'une chaîne nerveuse supplémentaire incluse dans
 un volet de paroi de corps ventrale : Série + (CN + PV)_{nom}

La régénération est normale dans les 4 cas exploitables (Fig. 20 f). L'examen histologique montre que dans 2 cas la chaîne nerveuse greffée a tout d'abord régénéré dans le premier segment néoformé, puis a fusionné au niveau du deuxième segment avec la chaîne nerveuse médiane régénérée à partir de la chaîne nerveuse en place ; dans les 2 autres cas observés, la chaîne nerveuse greffée n'a, par contre, pas régénéré postérieurement.

b) Régénération en présence d'un fragment de paroi de corps médio-ventrale greffé en position dorsale : Série + PV (Tableau X)

Dans ces conditions, le secteur ventral régénéré est toujours normal. Trois types de régénérats ont été obtenus : Normaux (8 cas sur 19) ou présentant un secteur dorsal soit incomplet (8 cas sur 19) soit atypique (3 cas sur 19).

TABLEAU X

Régénération caudale chez *Nereis pelagica* après implantation ou ablation d'un fragment de paroi de corps dorsale ou ventrale suivie ou non d'implantation d'un fragment de paroi de corps dorsale.

Type d'opération	Lieu de l'opération	Nombre d'opérés exploitables	Types de régénérats obtenus (nombre de cas)			
			Normaux	A secteur dorsal incomplet	A secteur dorsal atypique	Aneurogéniques
+ PV* (66)	PD	19	8	8	3	0
- PD (15)	PD	12	1	11	0	0
- PV + PD (55)	PV	13	0	0	0	13

* Entre parenthèses est indiqué le nombre d'animaux opérés

+ : Implantation

- : Ablation

PD : Paroi de corps médio-dorsale

PV : Paroi de corps médio-ventrale

* Régénérats à secteur dorsal normal (Fig. 21 b)

La paroi de corps dorsale régénérée dans le prolongement de la paroi ventrale greffée présente le même aspect morphologique et la même structure anatomique que celle des régénérats obtenus après simple amputation.

* Régénérats à secteur dorsal incomplet (Fig. 21 d)

La zone dorsale de ces régénérats, située entre les 2 rangées de parapodes latéraux normaux, est dépourvue de vaisseau sanguin longitudinal et de pigments clairs de type dorsal tout le long du régénérat (7 cas sur 8 ; Pl. XVI, fig. a et b) ou uniquement sur la partie proximale de celui-ci, l'extrémité distale étant normale (1 cas sur 8 ; Pl. XVI, fig. c).

L'examen histologique du secteur dorsal incomplet révèle dans tous les cas l'absence des faisceaux musculaires longitudinaux et des organes cilio-phagocytaires ; la paroi dorsale n'est ainsi constituée que de l'épiderme et de la musculature circulaire (Pl. XVII, fig. a).

* Régénérats à secteur dorsal atypique (Fig. 21 c et e)

L'atypie concerne l'ensemble du régénérat. Les segments régénérés présentent 2 rangées de parapodes dorsaux supplémentaires se faisant face par leurs cirres ventraux ; le pygidium est muni de 4 cirres (2 ventraux et 2 dorsaux).

Deux types de régénérats sont obtenus.

■ Dans le secteur dorsal du premier type de régénérat (1 cas sur 3), on ne distingue pas de chaîne nerveuse axiale entre les parapodes dorso-latéraux (Pl. XVI, fig. d ; Fig. 21 c).

L'examen histologique révèle en effet qu'un simple cordon nerveux médio-dorsal de petite taille chemine tout le long du régénérat (8 segments) entre l'épiderme et la musculature circulaire (Pl. XVII, fig. b). Au niveau de chaque segment, deux nerfs transversaux importants renflés latéralement en un ganglion innervent les 2 parapodes surnuméraires. Un faisceau musculaire longitudinal de type ventral est présent au milieu du secteur dorsal de ce régénérat et des néphridies sont observées entre le faisceau musculaire longitudinal dorsal et les parapodes surnuméraires (Pl. XVII, fig. b et c). Les 2 territoires dorso-latéraux situés entre les parapodes normaux et les parapodes surnuméraires ne présentent aucune des caractéristiques

d'un territoire de type dorsal ; ils ne possèdent ni pigments clairs, ni muscles longitudinaux dorsaux, ni organes cilio-phagocytaires.

■ Le deuxième type de régénérat à secteur dorsal atypique a été observé dans 2 cas. Ces 2 régénérats, d'une longueur respective de 15 et 23 segments (Pl. XVI, fig. e), sont caractérisés dorsalement par l'existence (Fig. 21 e) :

- D'un territoire supplémentaire de type ventral (présence d'une chaîne nerveuse, d'un vaisseau sanguin longitudinal médian, de 2 faisceaux musculaires longitudinaux de type ventral et de 2 néphridies segmentaires) limité par 2 rangées de parapodes.

- De 2 territoires de type dorsal (présence de pigments clairs, d'un vaisseau sanguin longitudinal, de muscles longitudinaux de type dorsal et de 2 organes cilio-phagocytaires segmentaires) situés entre les rangées de parapodes surnuméraires et normaux.

Dans ces trois cas de régénérats à secteur dorsal atypique, l'existence, dans le greffon de paroi ventrale de corps, immédiatement en deçà du front de section, d'importants cordons nerveux blanchâtres pourrait permettre d'assimiler ces opérés à ceux ayant reçu un greffon de chaîne nerveuse accompagnée de la paroi ventrale (Série CN + PV) et ayant régénéré en présence de chaîne nerveuse.

c) Régénération en l'absence d'un fragment de paroi médio-dorsale de corps : Série — PD (Tableau X)

Dans 1 seul cas, la régénération est normale (Fig. 21 g) : Le vaisseau sanguin longitudinal dorsal est présent dans les 2 derniers segments souches, et ceci malgré l'ablation de la paroi de corps dorsale à ce niveau.

Dans tous les autres cas (11 cas sur 12), le régénérat obtenu présente, entre les 2 rangées de parapodes, un secteur dorsal incomplet et étroit (Fig. 21 h ; Pl. XVIII, fig. a et b). L'absence de vaisseau sanguin longitudinal dorsal peut se vérifier par l'étude histologique qui permet en outre de constater l'absence des muscles longitudinaux dorsaux et des organes cilio-phagocytaires ; la paroi de corps dorsale de ce type de régénérat est ainsi constituée uniquement de l'épiderme et de la musculature circulaire.

d) Régénération en présence d'un fragment de paroi de corps médio-dorsale greffé ventralement à la place d'un fragment de paroi de corps médio-ventrale :
Série - PV + PD (Tableau X ; Fig. 21 i, j, k et l)

L'importante quantité de pigments noirs contenus dans la paroi dorsale de certains greffons a permis d'observer la migration d'une partie de ces pigments dans les premiers segments du régénérat. En effet, dans la paroi ventrale des régénérats âgés de 15 à 30 jours, des pigments sombres sont localisés dans le prolongement des tissus dorsaux greffés suivant les mêmes méridiens (Pl. XVIII, fig. c et d).

La régénération établie dans ces conditions est toujours incomplète. Les régénérats formés sont de type aneurogénique : ils présentent une forme cylindrique et sont totalement dépourvus de parapodes et de cirres anaux.

Un petit nombre d'entre eux (4 cas sur 13) présente (Fig. 21 j et k) un seul vaisseau sanguin longitudinal (dorsal), tout comme les régénérats obtenus en absence de chaîne nerveuse (voir Chapitre III).

Cependant, la majorité d'entre eux (9 cas sur 13) possède (Fig. 21 l) 2 vaisseaux sanguins longitudinaux (1 dorsal et 1 ventral) le long desquels on peut observer des pigments blanchâtres de type dorsal (Pl. XVIII, fig. e et f).

Les régénérats aneurogéniques contenant 2 vaisseaux longitudinaux sont généralement de plus grande taille (maximum de 18 segments de longueur 3 à 4 mois après la section) que ceux ne possédant qu'un vaisseau longitudinal obtenus soit dans les mêmes conditions soit après "dénervation" (maximum de 13 segments de longueur 3 à 4 mois après la section).

L'étude histologique montre que :



- Les régénérats ne possédant qu'un vaisseau sanguin longitudinal ne contiennent que 2 faisceaux musculaires longitudinaux dorsaux. En ce qui concerne les organes cilio-phagocytaires, s'ils en renferment le plus souvent (3 cas sur 4) 1 par segment s'étendant sur toute la moitié ventrale du régénérat (Fig. 21 k ; Pl. XVII, fig. d), nous avons pu observer dans 1 cas sur 4 la présence de 2 de ces organes segmentaires qui étaient alors disposés latéro-dorsalement (Fig. 21 j).

- Les régénérats pourvus de 2 vaisseaux sanguins longitudinaux présentent, quant à eux, 4 faisceaux musculaires longitudinaux de type dorsal, disposés par paire de part et d'autre de chaque vaisseau longitudinal, et 4 organes cilio-phagocytaires situés à l'extrémité latérale des muscles longitudinaux (Pl. XVII, fig. e) ; les 2 organes cilio-phagocytaires disposés d'un même côté du régénérat pouvant parfois se souder en un organe unique (Fig. 21 1).

II. OBSERVATION DE CAS NATURELS PRESENTANT DEUX CHAINES NERVEUSES DANS LEUR REGION CAUDALE

Au cours de nos récoltes, parmi les deux espèces de *Nereidae* étudiées (*Nereis pelagica* et *Perinereis cultrifera*), nous avons rencontré 5 animaux qui présentaient, au niveau de leur extrémité caudale, 2 chaînes nerveuses et des structures parapodiales supplémentaires (BOILLY, BOILLY-MARER et COMBAZ, 1975). Le nombre de segments concernés par le dédoublement de chaîne nerveuse intéresse, suivant les cas, les 5, 6, 8, 18 ou 19 derniers segments. La partie caudale de ces animaux présente des caractères analogues à ceux des régénérats à 2 chaînes nerveuses obtenus expérimentalement et étudiés précédemment, en particulier quant au nombre de chaînes nerveuses (2) et de parapodes (4 par segment). Une étude morphologique et histologique de ces animaux permettra de comparer leur organisation à celle des régénérats à 2 chaînes nerveuses obtenus expérimentalement, en fonction de la position qu'occupent les 2 chaînes nerveuses dans le plan transversal.

La partie antérieure de ces cas naturels malformés ne présente pas de dédoublement de chaîne nerveuse. Elle est ainsi semblable à celle d'une *Nereis* normale et ne sera donc pas décrite.

A - ETUDE MORPHOLOGIQUE

Les extrémités postérieures de ces 5 cas naturels ont en commun l'existence de 2 secteurs de type ventral traversés en leur milieu par une chaîne nerveuse. Ceux-ci alternent dans le plan transversal avec 2 secteurs de type dorsal. La zone de transition entre un secteur ventral et un secteur dorsal est occupée, au niveau de chaque segment, par un parapode dont la rame ventrale (neuropode) prolonge le secteur ventral et dont la rame dorsale (notopode) prolonge le secteur dorsal. Dans un même plan transversal

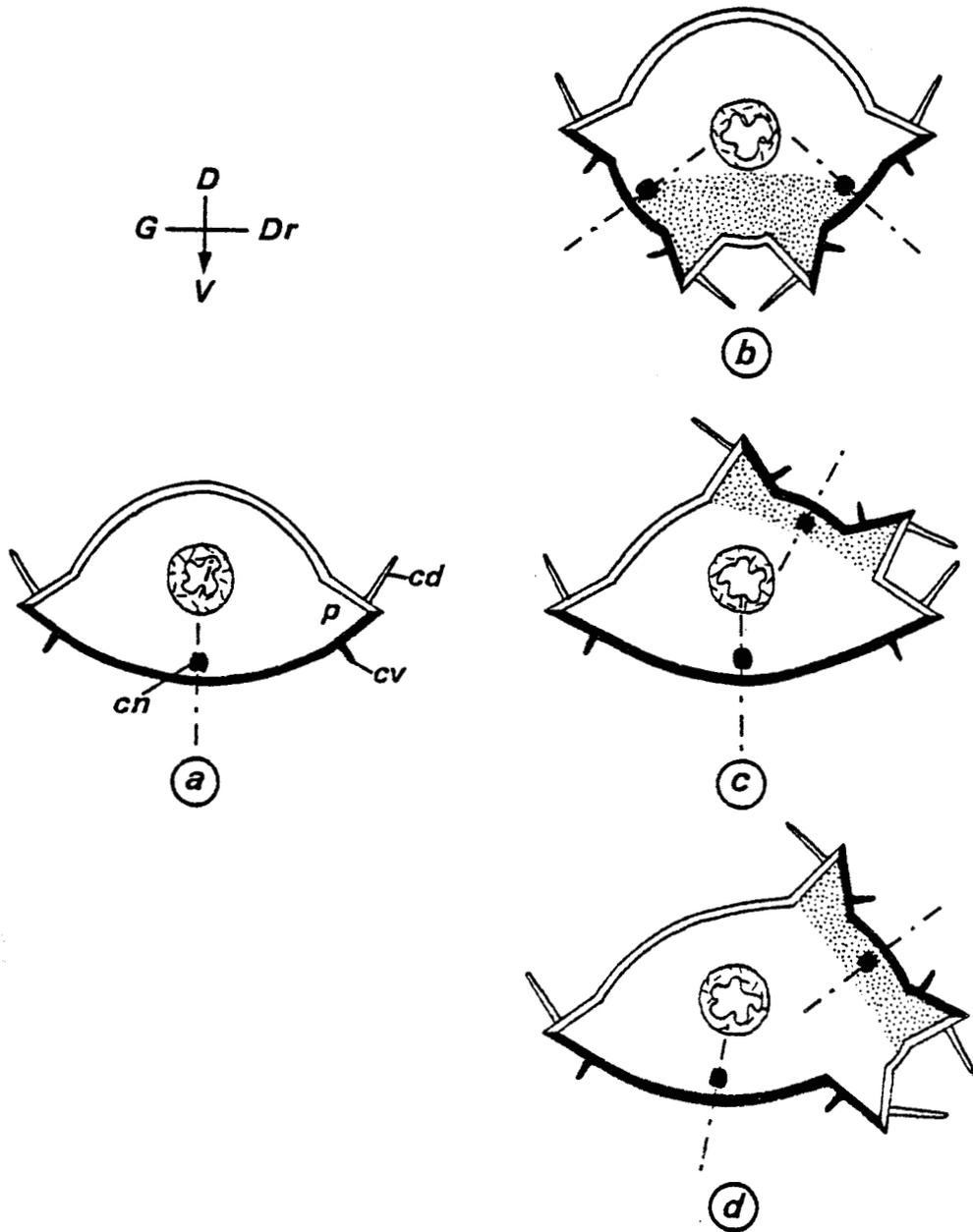


Fig. 25 - Coupes transversales schématiques de segments de *Nereis* :

a - normal (contenant 1 chaîne nerveuse ventrale)

b, c, d - anormaux (présentant 2 chaînes nerveuses dans la région caudale) : Cas naturels.

Dans les segments anormaux, la zone ombrée correspond aux territoires surnuméraires.

□ paroi de corps dorsale

■ paroi de corps ventrale

D → V : axe dorso-ventral

- . - . - plan de symétrie bilatérale dans la paroi de corps ventrale.

cd : cirre parapodial dorsal ; cn : chaîne nerveuse ; cv : cirre parapodial ventral ; Dr : droite ; G : gauche ; i : intestin ; p : parapode.

d'un segment anormal, on observe par conséquent 2 territoires dorsaux, 2 territoires ventraux et 4 parapodes. Ces portions de corps anormales possèdent donc 2 parapodes surnuméraires segmentaires et 2 territoires surnuméraires (1 secteur dorsal et 1 secteur ventral). Cependant, la position de ces territoires surnuméraires varie suivant les cas observés, en fonction de la localisation des chaînes nerveuses dans le plan transversal. Chaque cas sera examiné successivement.

Cas 1 : *Nereis pelagica* de 67 segments de longueur dont la chaîne nerveuse est dédoublée sur 19 segments (Fig. 25 b).

La face dorsale de la zone anormale, limitée par une paire de parapodes latéraux par segment, est semblable, jusqu'à l'extrémité postérieure à celle d'une *Nereis* normale (Fig. 25 a). Par contre, comparée à celle d'une *Nereis* normale, sa face ventrale présente des formations supplémentaires. Dans le 19ème segment précédant le pygidium, la chaîne nerveuse ventrale se divise en 2 branches latéro-ventrales. Chaque branche, bien que située ventro-latéralement (Pl. XIX, fig. a), chemine au milieu d'un territoire de type ventral. Chacun des 2 secteurs ventro-latéraux est séparé de la face dorsale normale par les parapodes latéraux. Médio-ventralement, entre ces 2 secteurs ventraux, s'intercale un territoire étroit de type dorsal (présence de pigments blanchâtres) dépourvu de vaisseau sanguin longitudinal et limité par 2 rangées de parapodes surnuméraires. Ces derniers sont disposés dans des plans transversaux, leur rame dorsale étant en continuité avec le territoire surnuméraire médian. Le pygidium est muni de 4 cirres anaux disposés dans le prolongement des 2 zones latéro-ventrales à raison d'une paire de cirres pour chacune d'entre elles (Pl. XIX, fig. b).

Cas 2 : *Nereis pelagica* de 69 segments dont la chaîne nerveuse est dédoublée dans les 6 derniers segments (Fig. 25 c).

Dans la zone anormale, la chaîne nerveuse chemine en position normale c'est-à-dire dans l'axe de la face ventrale (Pl. XIX, fig. c) ; par contre, le cordon nerveux issu du dédoublement de celle-ci passe en position dorso-latérale droite. Ce cordon surnuméraire occupe ainsi l'axe d'un territoire dorso-latéral de type ventral délimité par 2 séries de parapodes surnuméraires, l'une médio-dorsale et l'autre latéro-dorsale (Pl. XIX, fig. d). Ces parapodes disposés dans les mêmes plans transversaux que ceux des parapodes normaux, sont orientés de telle manière que leur neuropode est en

continuité avec le territoire surnuméraire qui est situé sur le côté droit du secteur dorsal. Le notopode des parapodes médio-dorsaux est dirigé vers le territoire de type dorsal qui est situé sur le côté gauche du secteur dorsal. Le notopode des parapodes latéraux normaux droits et celui des parapodes surnuméraires dorso-latéraux (situés également à droite), très proches l'un de l'autre, se font face de sorte que le territoire les séparant est très réduit.

Le secteur dorsal de la queue anormale apparaît donc composé d'une partie de face dorsale normale (zone latérale gauche), d'un territoire surnuméraire de type ventral (zone dorso-latérale droite du secteur dorsal) et d'un très petit territoire latéro-dorsal droit (zone dorsale en contact avec les parapodes normaux latéraux droits).

Le secteur ventral de la queue anormale est par contre semblable à celui d'une *Nereis* normale et situé entre les 2 séries de parapodes normaux (latéraux).

Le pygidium porte 5 cirres anaux : 2 dans le prolongement de la face ventrale normale et 3 en relation avec le territoire dorso-latéral surnuméraire.

Cas 3 : *Nereis pelagica* de 62 segments de longueur dont la chaîne nerveuse est dédoublée sur les 5 derniers segments (Fig. 25 d) ;

Cas 4 : *Nereis pelagica* de 70 segments de longueur dont la chaîne nerveuse est dédoublée sur les 8 derniers segments (Fig. 25 d) ;

Cas 5 : *Perinereis cultrifera* de 71 segments de longueur dont la chaîne nerveuse est dédoublée dans les 18 derniers segments.

Ces 3 derniers cas ont été regroupés. Il s'agit, en effet, de cas assez semblables à celui précédemment décrit (cas 2) où les derniers segments (anormaux) présentent une face ventrale normale et une face dorsale composite contenant un territoire surnuméraire de type ventral en relation avec une chaîne nerveuse supplémentaire. Toutefois, dans ces cas présents, le territoire surnuméraire occupe une position franchement latérale droite (2 cas) ou gauche (1 cas) de sorte que la face dorsale est presque normale. Comme dans le cas précédent, les segments anormaux contiennent chacun 4 parapodes : 2 surnuméraires limitant le territoire surnuméraire latéral et 2 normaux ; le parapode surnuméraire latéral le plus ventral est inséré à proximité (Pl. XIX, fig. e) du parapode latéral normal ou immédiatement contre lui comme dans le cas précédent (cas 2 : Fig. 25 c).

Le pygidium est prolongé par 4 ou 5 cirres anaux (Pl. XIX, fig. f).

B - ETUDE HISTOLOGIQUE

Elle confirme la présence de 2 chaînes nerveuses à l'intérieur de la zone anormale. A proximité de chacune d'entre elles, existent des structures ventrales typiques dont une paire de faisceaux musculaires longitudinaux ventraux, un vaisseau sanguin longitudinal et une paire de néphridies par segment. Corrélativement au dédoublement de la chaîne nerveuse, on assiste à celui des structures ventrales. En outre, dans certains cas, une paire de faisceaux musculaires longitudinaux supplémentaires de type dorsal occupe l'espace séparant les parapodes surnuméraires (cas 1) ou l'un des parapodes surnuméraires et le parapode normal correspondant (cas 5). Dans les 3 autres cas décrits, des fibres musculaires longitudinales sont présentes dans la même zone mais en nombre réduit.

C - CONCLUSION

- Les parties caudales à 2 chaînes nerveuses observées chez les animaux récoltés présentent des ressemblances avec les régénérats caudaux obtenus expérimentalement par implantation d'une chaîne nerveuse en position dorsale. En effet, dans tous les cas relevés, les anomalies de structure concernent exclusivement les derniers segments de l'animal. De plus, les portions de corps à 2 chaînes nerveuses observées dans ces cas naturels présentent un dédoublement des structures ventrales (chaîne nerveuse, vaisseau sanguin longitudinal, faisceaux musculaires longitudinaux et néphridies) et des parapodes ainsi qu'un secteur surnuméraire de type dorsal plus ou moins complet. Cette analogie structurale entre les cas naturels et expérimentaux montre donc l'importance du dédoublement de la chaîne nerveuse dans la duplication des structures ventrales et parapodiales observées. On peut donc penser que les extrémités caudales à 2 chaînes nerveuses se sont formées à la suite d'un traumatisme affectant la chaîne nerveuse au niveau d'un plan d'autotomie.

- Les différences que l'on peut observer entre les segments naturels présentant 2 chaînes nerveuses et ceux obtenus expérimentalement concernent uniquement la position respective des 2 chaînes nerveuses à la périphérie du segment et corrélativement la disposition des 2 territoires ventraux dans le plan transversal : Suivant la position des 2 chaînes nerveuses, on observe ou non une symétrie bilatérale dans les segments concernés.

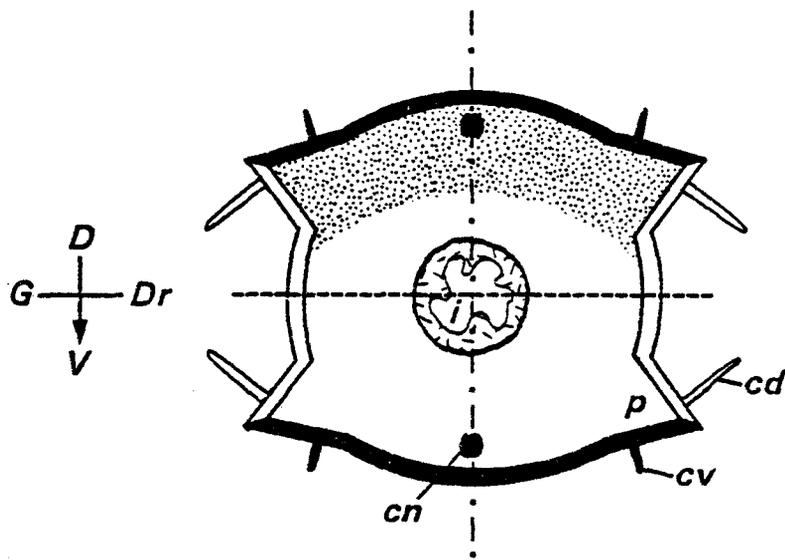


Fig. 26 - Coupe transversale schématique chez *Nereis* d'un segment anormal de régénérat caudal obtenu expérimentalement après greffe d'une chaîne nerveuse supplémentaire en position dorsale (hétérotope). La zone ombrée correspond aux territoires surnuméraires.

▭ Paroi de corps dorsale

▬ Paroi de corps ventrale

D → V : axe dorso-ventral

- . - . - plan de symétrie bilatérale dans les parois de corps ventrales

----- plan frontal

cd : cirre parapodial dorsal ; cn : chaîne nerveuse ; cv : cirre parapodial ventral ; Dr : droite ; G : gauche ; i : intestin ; p : parapode.

Comme on le constate dans les segments normaux, au niveau des segments contenant 2 chaînes nerveuses (cas naturels et expérimentaux), chaque territoire ventral est partagé en 2 moitiés identiques symétriques par rapport au plan longitudinal passant par la chaîne nerveuse et perpendiculaire à cette face ventrale. Ce plan de symétrie situé dans le territoire ventral se confond [cas expérimentaux (Fig. 26) et cas naturels N° 1 (Fig. 25 b)] ou non [cas naturels N° 2, 3, 4 et 5 (Fig. 25 c et d)] avec le plan de symétrie bilatérale de l'animal.

C'est ainsi que dans les régénérats obtenus expérimentalement (Fig. 26), la disposition des 2 chaînes nerveuses dans le plan sagittal (1 médio-ventrale et 1 médio-dorsale) aboutit à la réalisation d'une symétrie bilatérale. De même, dans les segments ayant 2 chaînes nerveuses ventro-latérales (cas naturel N° 1 ; fig. 25 b), bien qu'aucune des 2 chaînes nerveuses ne passe par le plan sagittal, on observe une symétrie bilatérale. Elle résulte alors de la disposition symétrique ventro-latérale droite et gauche des 2 branches de chaîne nerveuse par rapport au plan sagittal de l'animal.

Par contre, dans les 4 autres cas naturels, l'asymétrie observée entre les parties droite et gauche de l'ensemble des segments possédant 2 chaînes nerveuses provient de la disposition asymétrique des 2 chaînes nerveuses par rapport au plan sagittal de l'animal (Fig. 25 c et d).

- Dans les cas naturels observés, la polarité transversale (dorso-ventrale) des segments contenant 2 chaînes nerveuses n'est jamais conforme à celle des segments normaux.

Ainsi, dans le cas où les 2 chaînes nerveuses sont disposées ventralement (Fig. 25 b), c'est le secteur ventral des segments concernés qui est différent de celui des segments normaux : Il présente en effet, en position médiane, un territoire supplémentaire de nature dorsale. Par contre, dans les 4 autres cas, où l'on distingue une chaîne nerveuse dans le secteur ventral et une dans le secteur dorsal (Fig. 25 c et d), c'est, cette fois, le secteur dorsal des segments concernés qui comprend en position latérale un territoire supplémentaire de nature ventrale.

DISCUSSION

L'ensemble des résultats obtenus montre que chez *Nereis pelagica* des structures supplémentaires ventrales et parapodiales peuvent se différencier au cours de la régénération caudale d'un tronçon de *Nereis* présentant une deuxième chaîne nerveuse greffée dorsalement à condition que celle-ci régénère en direction caudale. Si ces résultats permettent de préciser le rôle de la chaîne nerveuse dans l'organisation et la différenciation du régénérat et en particulier dans la mise en place de sa polarité dorso-ventrale, ils posent également le problème des conditions de régénération de la chaîne nerveuse qui sera abordé en premier lieu.

1 - Conditions de la régénération de la chaîne nerveuse

Chez *Nereis*, après amputation postérieure entraînant une régénération segmentaire, une chaîne nerveuse greffée sous la paroi du corps ou à l'intérieur de celle-ci régénère difficilement.

Parmi les facteurs susceptibles d'intervenir dans la régénération de la chaîne nerveuse, nous considérerons la polarité, la longueur du fragment greffé et l'environnement dans lequel le greffon est implanté.

La polarité n'intervient pas ; en effet, nous avons obtenu les mêmes résultats que la polarité soit respectée ou non et ce, que la greffe ait été effectuée dans un territoire dorsal ou ventral (Tableau IX). KAWAKAMI (1961) a d'ailleurs fait la même constatation chez l'Oligochète *Eisenia foetida* : L'induction d'une tête supplémentaire dans la région antérieure s'effectue de la même manière quelle que soit la polarité céphalo-caudale de l'implant nerveux.

De même, l'isolement du fragment de chaîne nerveuse greffé du reste du système nerveux central et la longueur du greffon n'interviennent pas non plus dans la régénération de la chaîne nerveuse greffée. En effet, un greffon de 2 segments de longueur présent dorsalement au niveau du front de section, a régénéré jusqu'à l'extrémité postérieure du régénérat. Ce résultat est identique à celui obtenu par OKADA et KAWAKAMI (1943) chez l'Oligochète *E. foetida* ; chez cette espèce en effet, la chaîne nerveuse régénère dans la tête néoformée, après déviation ou implantation en position dorsale d'une chaîne nerveuse au niveau du plan d'amputation céphalique.

Par contre, une perturbation dans les rapports de la chaîne nerveuse avec les tissus environnants (épiderme, musculature) et ce, indépendamment du territoire porte-grefte, peut entraîner une absence de la

régénération de la chaîne nerveuse greffée. Ainsi, la chaîne nerveuse greffée dorsalement ou ventralement ne régénère en direction caudale que dans les cas où elle reste associée au tégument sous-jacent. De même, l'implantation de la chaîne nerveuse, même accompagnée de l'épiderme sous-jacent (greffon de type CN + E), réalisée sous la paroi dorsale du corps n'entraîne aucune régénération de la chaîne nerveuse greffée ; le même type de greffon placé dans la paroi même du corps permet par contre la régénération d'une chaîne nerveuse normale (1 cas sur 12) ou d'un cordon nerveux longitudinal (3 cas sur 12). Le rôle du support tissulaire dans la régénération de la chaîne nerveuse apparaît donc primordial. L'absence de régénération de la chaîne nerveuse observée dans quelques cas chez *E. foetida*, après déviation de l'intestin ayant entraîné la séparation de la chaîne nerveuse et de la paroi ventrale du corps, relève du même phénomène (KAWAKAMI, 1961) ; cet auteur conclut que "l'extrémité libre de la chaîne nerveuse dans la cavité coelomique ne régénère pas de fibres nerveuses en raison du manque de substrat tissulaire".

2 - Rôle de la chaîne nerveuse dans l'organisation du régénérat

Lorsque la chaîne nerveuse greffée en position dorsale régénère en direction postérieure, un territoire surnuméraire apparaît sur la face dorsale du régénérat. Ce territoire, qui s'étend sur un nombre variable de segments régénérés, peut dans le cas extrême concerner toute la longueur du régénérat ; il est limité latéralement par des parapodes supplémentaires. Le rôle de la chaîne nerveuse dans l'établissement de la polarité dorso-ventrale des régénérats à 2 chaînes nerveuses sera envisagé successivement au niveau du pygidium puis des métamères. Nous discuterons ensuite du rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation des structures ventrales supplémentaires.

a) Rôle de la chaîne nerveuse dans l'établissement de la polarité dorso-ventrale du régénérat à 2 chaînes nerveuses

* Dans le pygidium

Lorsqu'une chaîne nerveuse greffée dorsalement régénère jusqu'à l'extrémité caudale du régénérat, le pygidium peut présenter 1 ou 2 cirres supplémentaires dans le prolongement du territoire surnuméraire dorsal. De même, dans les cas naturels, le pygidium des tronçons à 2 chaînes nerveuses porte le plus souvent 4 cirres (2 dans le prolongement de chacune de 2 faces ventrales) et parfois même (1 cas observé) 5 cirres dont

3 en continuité avec la face ventrale supplémentaire latéro-dorsale.

On constate donc une absence de polarité dorso-ventrale du pygidium régénéré en présence de 2 chaînes nerveuses opposées, celle-ci étant directement liée à l'existence de cordons nerveux dorsaux provenant de la chaîne nerveuse dorsale régénérée. Ces résultats confirment donc les conclusions émises à la suite de l'étude de la régénération caudale en absence de chaîne nerveuse.

* Dans les métamères

Les régénérats possédant 2 chaînes nerveuses, dont une dorsale supplémentaire, présentent 2 territoires ventraux : L'un normal limité par les parapodes normaux ; l'autre supplémentaire bordé par des parapodes surnuméraires latéro-dorsaux et situé dorsalement.

La présence du territoire supplémentaire se manifeste par l'existence d'une dépression tégumentaire médiane et par l'absence de pigments blanc jaunâtres caractéristiques de la face dorsale. De plus, on sait qu'un parapode surnuméraire peut être induit au niveau d'un affrontement entre un territoire ventral et un territoire dorsal en présence du système nerveux (BOILLY-MARER, 1971 a et b). La présence des 2 rangées de parapodes surnuméraires séparant le territoire supplémentaire (situé médio-dorsalement) des 2 secteurs de type dorsal (situés latéro-dorsalement) révélerait donc l'existence d'une discontinuité de type dorso-ventral au niveau du secteur dorsal anormal de ces régénérats. Cette présence établit donc la nature "ventrale" du territoire supplémentaire.

Les mêmes observations sont valables pour les cas naturels dont la partie caudale présente 2 chaînes nerveuses : Les 2 rangées de parapodes surnuméraires sont également disposées entre le territoire ventral supplémentaire et les territoires dorsaux.

En outre, lorsqu'un cordon nerveux, et non une chaîne nerveuse bien différenciée, régénère dorsalement, un territoire supplémentaire peut également se mettre en place dans le secteur dorsal du régénérat. Il est alors bordé par 2 rangées de parapodes orientés comme chez les régénérats possédant 2 chaînes nerveuses et innervés par des nerfs et ganglions pédiéux. La présence et l'orientation des parapodes surnuméraires obtenus indique également l'existence d'une discontinuité dorso-ventrale au niveau du secteur dorsal anormal régénéré dans ces conditions d'innervation.

Ces résultats permettent de penser que le tissu nerveux, organisé ou non en une chaîne nerveuse, peut réaliser la différenciation dans le sens ventral du territoire régénéré dans son voisinage bien que les tissus de ce territoire proviennent de tissus typiquement dorsaux.

Ainsi, dans les régénérats présentant 2 chaînes nerveuses, la zone située au-dessus du plan frontal passant par les parapodes normaux situés en position ventro-latérale (Fig. 26) apparaît donc comme étant constituée de 3 territoires adjacents, 1 territoire médio-dorsal de type ventral supplémentaire étant intercalé entre 2 territoires de type dorsal. La zone de transition entre ces 2 types de territoires passe par les parapodes surnuméraires. Il apparaît donc que la polarité dorso-ventrale du régénérat n'est pas transmise point par point par la souche. Ce résultat est en accord avec ceux d'AVEL (1941) qui concluait que "la symétrie bilatérale des régénérats de tête, chez les Lombrics, est indépendante d'une symétrie bilatérale des parties anciennes ; elle est déterminée par des facteurs intrinsèques, localisés dans les constituants ecto-mésodermiques du blastème". De même, les résultats d'OKADA et KAWAKAMI (1943) chez *Eisenia foetida* sont conformes aux nôtres. Ces auteurs, à la suite de déviations et d'implantations de la chaîne nerveuse dans la paroi dorsale du corps, constatent en effet que la polarité dorso-ventrale de la néoformation supplémentaire induite par la chaîne nerveuse est inverse de celle des segments de la souche et déterminée par la chaîne nerveuse implantée : "The side of the segments facing toward the original head segments was dorsal, and the opposite facing toward the posterior segments of the original body was ventral. The side which is in contact with the nerve always becomes the ventral of the new segments".

b) Rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation des structures ventrales supplémentaires

* Différenciation du vaisseau sanguin longitudinal

Les résultats des séries opératoires concernant les greffes de chaîne nerveuse ou de paroi de corps montrent que la néoformation du vaisseau sanguin longitudinal dans le régénérat est obtenue, tant dorsalement que ventralement, uniquement si un vaisseau sanguin longitudinal (originale de la souche ou du greffon) est présent au niveau du front de section, et ceci quelle que soit la disposition des autres tissus au niveau du plan d'amputation.

De même, après une ablation de paroi de corps dorsale entraînant l'élimination du vaisseau longitudinal dorsal, le régénérat édifié est dépourvu de vaisseau sanguin longitudinal dorsal (Fig. 21 h).

Les résultats obtenus corroborent les conclusions du chapitre III indiquant que l'absence du vaisseau sanguin longitudinal ventral dans le régénérat obtenu après ablation de la chaîne nerveuse était due à l'absence du vaisseau correspondant dans la souche au niveau du front de section et non à celle de la chaîne nerveuse.

* Différenciation de la musculature longitudinale ventrale

Lorsque la chaîne nerveuse greffée dorsalement régénère dans le régénérat postérieur (Fig. 19 k et n), tous les métamères des régénérats présentant ainsi 2 chaînes nerveuses possèdent dorsalement 2 faisceaux musculaires longitudinaux de type ventral de part et d'autre de la 2ème chaîne nerveuse (dorsale) différenciée. Par contre, lorsque la chaîne nerveuse implantée dorsalement ne régénère pas, le secteur dorsal du régénérat possède alors des muscles longitudinaux de type dorsal.

D'autre part, dans les parties caudales des cas naturels présentant 2 chaînes nerveuses, 2 faisceaux musculaires longitudinaux de type ventral encadrent également chacune des 2 chaînes nerveuses et ceci quelle que soit leur position dans le plan transversal.

On peut donc penser que la chaîne nerveuse supplémentaire néoformée permet la différenciation et le développement normal de la musculature longitudinale de type ventral dans la paroi édiflée en sa présence. Toutefois en absence de chaîne nerveuse, mais lorsqu'un mince cordon nerveux a régénéré dans la même position médio-dorsale, on observe la différenciation d'une musculature longitudinale de type ventral peu développée (Fig. 19 i et 21 c). Ce résultat souligne, à nouveau, le rôle inducteur du système nerveux sur la différenciation de la musculature longitudinale ventrale.

D'autre part, on constate que dans des conditions normales d'innervation, mais en absence du vaisseau sanguin longitudinal dorsal, la différenciation du territoire dorsal du régénérat est incomplète (Fig. 19 j, 21 d et h), le vaisseau sanguin longitudinal et les muscles longitudinaux étant tous deux absents. On peut donc s'interroger sur la participation éventuelle de l'appareil vasculaire sanguin dans la différenciation de la musculature longitudinale. En effet, lorsque le vaisseau sanguin longitudinal dorsal est absent du front de section, à la suite d'une implantation de tissus effectuée à ce niveau, on constate toujours dans la paroi de corps dorsale du régénérat obtenu l'absence de faisceaux musculaires longitudinaux dorsaux. Cette constatation reste valable, même lorsque les

muscles longitudinaux restent en place dans la souche après greffe de chaîne nerveuse ou qu'ils sont réintroduits par implantation de paroi de corps ventrale.

En conclusion, l'ensemble des résultats expérimentaux semble démontrer une participation conjointe de la chaîne nerveuse et du vaisseau sanguin longitudinal dans la différenciation de la musculature longitudinale. Par contre, la qualité "ventrale" du faisceau musculaire longitudinal est déterminée par la seule présence de la chaîne nerveuse.

* Différenciation des néphridies

- Dans tous les cas où une chaîne nerveuse a régénéré dorsalement et dans les cas naturels possédant 2 chaînes nerveuses, des néphridies supplémentaires se différencient dans les métamères possédant 2 chaînes nerveuses. Elles présentent la même localisation (contre les ganglions pédieux) et la même disposition (entre le faisceau musculaire longitudinal ventral et la rame parapodiale ventrale) que les néphridies normales ventrales.

- Chez les opérés dont le régénérat présente un secteur dorsal atypique sans chaîne nerveuse mais contenant un cordon nerveux médian (Fig. 19 i et 21 c), on constate que dans la plupart des cas (3 sur 4 : Fig. 19 i) aucune néphridie supplémentaire n'est observée dorsalement. Dans un seul cas, des néphridies supplémentaires ont été observées dorso-latéralement (Fig. 21 c) ; elles sont alors disposées contre les ganglions pédieux qui présentent une taille normale.

- En outre, aucune néphridie n'est différenciée dans le secteur ventral des régénérats aneurogéniques édifiés soit après "dénervation" (chapitre III) soit après implantation ventrale d'un fragment de paroi de corps ventrale.

L'ensemble de ces observations montre donc le rôle important de la chaîne nerveuse qui, par sa présence, permet la différenciation des néphridies. Son action pourrait être de nature inductrice tout comme celle exercée par le système nerveux au cours du développement embryonnaire des Vertébrés.

CONCLUSION

L'ensemble des résultats montre donc qu'un territoire supplémentaire de type ventral peut apparaître dans le secteur dorsal du régénérat à condition qu'une chaîne nerveuse régénère à ce niveau.

Cette dernière participe à l'organisation du secteur ventral surnuméraire du régénérat en :

— permettant la différenciation des structures ventrales (chaîne nerveuse, nerfs et ganglions pédieux, musculature longitudinale ventrale, néphridies et cirres anaux)

— déterminant la nature du territoire régénéré en sa présence dans le sens ventral

— induisant la formation de parapodes surnuméraires à la limite du territoire ventral supplémentaire avec le territoire dorsal.

La symétrie bilatérale des régénérats à 2 chaînes nerveuses n'est conservée qu'en raison de la position médiane de la deuxième chaîne nerveuse. Par contre, la polarité transversale de ces régénérats est modifiée par rapport à celle du régénérat normal : Il apparaît en effet une symétrie dorso-ventrale. Ainsi, tout se passe comme si ces régénérats étaient constitués au niveau de leur paroi de corps de celles de 2 individus, à polarité transversale inverse, associés par leur paroi de corps dorsale (Fig. 26).

CONCLUSION DE LA DEUXIEME PARTIE

Les résultats d'expériences d'élimination (par déviation) de la chaîne nerveuse ou d'implantation d'une chaîne nerveuse supplémentaire démontrent que la chaîne nerveuse contrôle la polarité dorso-ventrale au cours de la régénération caudale. Tout territoire régénéré en présence de la chaîne nerveuse acquiert une qualité ventrale, les territoires soustraits (ou éloignés) de son influence acquièrent la qualité dorsale. Ainsi, une souche dépourvue de chaîne nerveuse édifie un régénérat aneurogénique de type uniquement dorsal et ne présentant donc ni parapodes ni néphridies. Inversement, une souche pourvue de 2 chaînes nerveuses édifie un régénérat double présentant 2 territoires ventraux (un de part et d'autre de chaque chaîne nerveuse) et 2 territoires dorsaux (entre les territoires ventraux) et renfermant 4 parapodes, 4 néphridies et 4 organes cilio-phagocytaires par segment.

L'expression de la qualité ventrale n'est réalisée qu'au cours d'un processus de régénération et ce, que la régénération concerne l'extrémité caudale ou la paroi du corps. Il est ainsi possible d'obtenir un territoire de type dorsal en position ventrale dans la paroi du corps, à condition que celle-ci soit amenée à régénérer. Par contre, la présence de la chaîne nerveuse dans un territoire différencié non soumis à une régénération ne modifie pas sa polarité.

Ainsi, quelle que soit la nature (dorsale ou ventrale) des tissus de la souche, les tissus régénérés peuvent être reprogrammés au cours de la différenciation du régénérat dans le sens ventral ou dorsal suivant que la chaîne nerveuse participe ou non à leur reconstitution.

TROISIEME PARTIE

BIOSYNTHESE DES RNA AU COURS DE LA DIFFERENCIATION
DES REGENERATS CAUDAUX EDIFIES EN PRESENCE
ET EN ABSENCE DE CHAÎNE NERVEUSE

Nous avons montré dans la partie précédente que la chaîne nerveuse intervient au cours de la régénération caudale de la *Nereis* dans l'établissement de la polarité dorso-ventrale des segments néoformés, notamment en "ventralisant" le territoire situé dans son voisinage immédiat. Cette activité particulière de la chaîne nerveuse a été appréciée par l'analyse de la mise en place de structures caractéristiques de cette polarité, structures décrites dans la première partie de ce mémoire. Ce type d'investigation implique que la différenciation de ces structures soit achevée pour en déterminer leur qualité (dorsale ou ventrale) et ne peut donc être mené qu'après un délai relativement long nécessaire à leur apparition. Compte tenu de ce délai (et de l'augmentation corrélative du pourcentage de pertes d'animaux opérés que nous avons évoqué précédemment) et, d'autre part, des difficultés de standardisation des observations eu égard à la complexité de l'analyse des régénérats aneurogéniques, nous avons recherché un indice moins tardif de la différenciation de la polarité dorso-ventrale de ces régénérats. Comme la synthèse des RNA représente un bon critère de la différenciation des régénérats [voir les travaux de GABRIEL (1968), FRANQUINET, LENDER et LE MOIGNE (1975), SAUZIN-MONNOT et LENDER (1976) chez les Planaires et de CHAPRON (1971), FONTES et THOUVENY (1971), FONTES, RAILHAC et THOUVENY (1979), FONTES, COULON, DELGROSSI et THOUVENY (1983) chez les Annélides], nous avons mesuré celle-ci au cours de la régénération normale et aneurogénique de *Nereis pelagica* d'abord dans les régénérats complets puis dans chacun des territoires (dorsal et ventral) de ceux-ci.

I. - ETUDE CINETIQUE COMPAREE DE LA SYNTHESE DES RNA AU COURS DE LA REGENERATION CAUDALE EFFECTUEE EN PRESENCE ET EN ABSENCE DE CHAINE NERVEUSE

A - TECHNIQUES

1 - Opérations

Les régénérats caudaux obtenus après une amputation postérieure ont été analysés sur 3 types d'opérés :

a) Témoins uniquement amputés

Dans ce cas, l'amputation postérieure est réalisée sur des vers intacts. Cette opération a pour but d'étudier la régénération normale (Fig. 27 a).

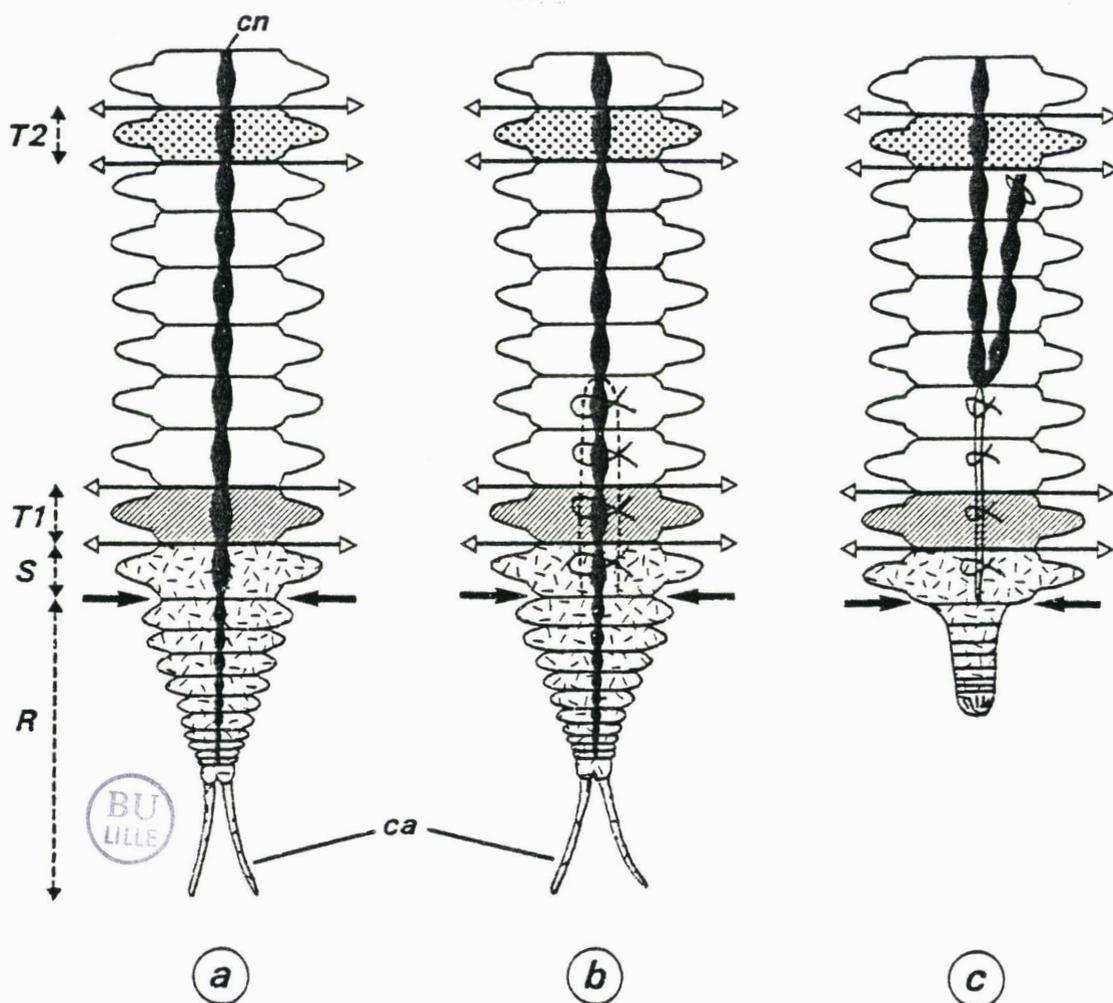


Fig. 27 - Régénération caudale en présence (a et b) et en absence (c) de chaîne nerveuse chez *Nereis pelagica* : Opérations effectuées, régénérats obtenus et types d'échantillons prélevés dans le but d'évaluer l'incorporation d'uridine-³H dans les régénérats caudaux.

a, b et c : Types d'animaux ayant subi une amputation postérieure (→ : niveau de l'amputation).

a - intacts

b - à opération simulée

c - "dénervés"

←→ niveau des sections pour le prélèvement des 3 types d'échantillons :



Régénérat (R) + dernier segment de la souche (S)



Avant-dernier segment de la souche (T₁)



9ème segment devant le niveau de l'amputation (T₂)

ca : cirres anaux ; cn : chaîne nerveuse.

b) Témoins à opération simulée

Après découpage de la paroi de corps ventrale sur 4 segments de longueur de part et d'autre de la chaîne nerveuse à proximité de celle-ci, le volet de peau contenant la chaîne nerveuse est maintenu en place à l'aide d'agrafes en argent. Dans ces conditions, l'amputation est effectuée à l'extrémité postérieure de la zone opérée (Fig. 27 b), immédiatement après l'opération.

c) Animaux préalablement "dénervés"

L'amputation postérieure est pratiquée dans une zone préalablement "dénervée" (Fig. 27 c), l'ablation de la chaîne nerveuse ayant été réalisée sur 4 segments de longueur (pour la technique se référer à la p. 7).

2 - Mesure de l'incorporation d'uridine-³H

Au temps de régénération choisi, après incubation des animaux en présence d'uridine-³H (se référer à la partie matériel et techniques p. 9), on prélève sur chaque animal en expérience 3 types d'échantillons (Fig. 27) :

- Le premier (R + S) est composé du régénérat (R) et du dernier segment souche (S). L'inclusion du segment S dans cet échantillon s'est avérée nécessaire en raison de la petite taille du régénérat, durant les premiers stades de sa mise en place, qui rend difficile le dosage des protéines.

- Les deux autres (T₁ et T₂) constituent des témoins.

. T₁ est représenté par l'avant-dernier segment souche, c'est-à-dire celui situé à proximité du dernier segment souche prélevé avec le régénérat.

. T₂ est constitué par le 9ème segment souche en avant du régénérat ; il indique le taux d'incorporation de base de l'animal.

B - RESULTATS

L'évolution du taux d'incorporation d'uridine-³H sera envisagée successivement au cours de la régénération caudale effectuée en présence et en absence de chaîne nerveuse.

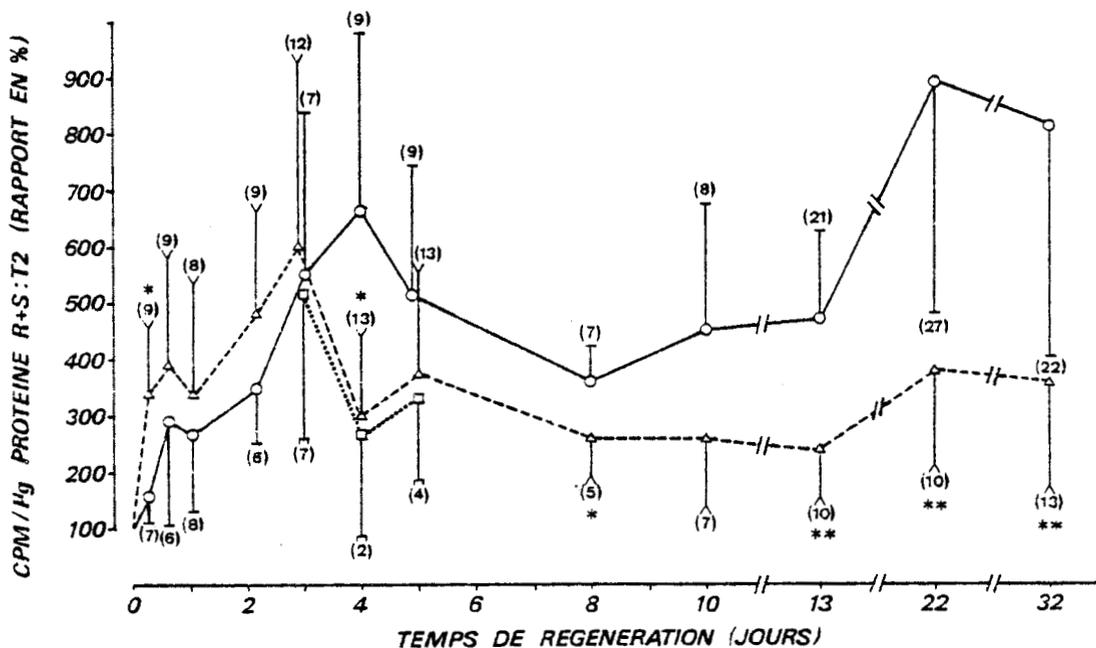


Fig. 28 - Cinétiques de l'incorporation d'uridine-³H (c.p.m./µg de protéine) dans les RNA de différents types de régénérats caudaux : Etude chez *Nereis pelagica*.

Les résultats sont exprimés par un rapport en % des valeurs obtenues dans 2 types d'échantillons [échantillon contenant le régénérat (R + S) ; échantillon constitué par le 9^{ème} segment devant le niveau d'amputation (T₂) X 100].

- Animaux uniquement amputés
- Animaux à opération simulée
- △-----△ Animaux "dénervés"

Chaque point représente une valeur moyenne effectuée sur un nombre d'échantillons figuré entre parenthèses. Les barres verticales indiquent l'écart-type (+ ou -). Les astérisques désignent les moyennes obtenues chez les animaux "dénervés" qui sont significativement différentes de celles obtenues chez les vers uniquement amputés (test t de Student)

* p < 0,05 ; ** p < 0,01.

Compte tenu des variations individuelles importantes du taux d'incorporation de base, les résultats sont exprimés dans les figures 28 et 29 par un rapport (en %) de l'incorporation d'uridine-³H dans 2 échantillons [échantillon à analyser (R + S ou T₁) : échantillon constitué par le 9ème segment antérieur au niveau d'amputation (T₂) X 100].

1 - Evolution du taux d'incorporation d'uridine-³H au cours de la régénération effectuée en présence de chaîne nerveuse

a) Cas des témoins uniquement amputés

L'évolution complète des synthèses de RNA au cours de la régénération en présence de chaîne nerveuse a été étudiée chez ce type de témoin. En effet, le pourcentage important de régénération (75 %) obtenu dans ces conditions nous a permis d'effectuer tous les dosages voulus.

α) Echantillon contenant le régénérat (R + S)

La figure 28 met en évidence deux phases principales dans l'évolution du taux d'incorporation d'uridine-³H dans ce type d'échantillon.

- La première phase s'étend jusqu'à 8 jours de régénération. Après une augmentation rapide jusqu'à 16 heures après la section, l'incorporation d'uridine-³H atteint un maximum (correspondant à 6,6 fois l'activité de base) au 4ème jour de régénération. L'incorporation décroît ensuite jusqu'à un minimum (correspondant à 3,6 fois celle de base) situé 8 jours après l'amputation.

- La deuxième phase est marquée 22 jours après la section par un maximum de l'incorporation, correspondant à 8,9 fois l'activité de base. Après avoir atteint ce maximum, le taux d'incorporation va ensuite diminuer légèrement tout en restant à un niveau important jusqu'à 32 jours de régénération où il correspond à 8,1 fois l'activité de base.

β) Echantillon constitué par l'avant-dernier segment de la souche (T₁)

L'observation de la figure 29 montre que si l'on excepte une augmentation du taux d'incorporation d'uridine-³H du 3ème au 4ème jour après la section, celui-ci reste modéré tout au long de la régénération (de 1,5 à 2,3 fois plus élevé que l'activité de base), dans l'avant-dernier segment de la souche.

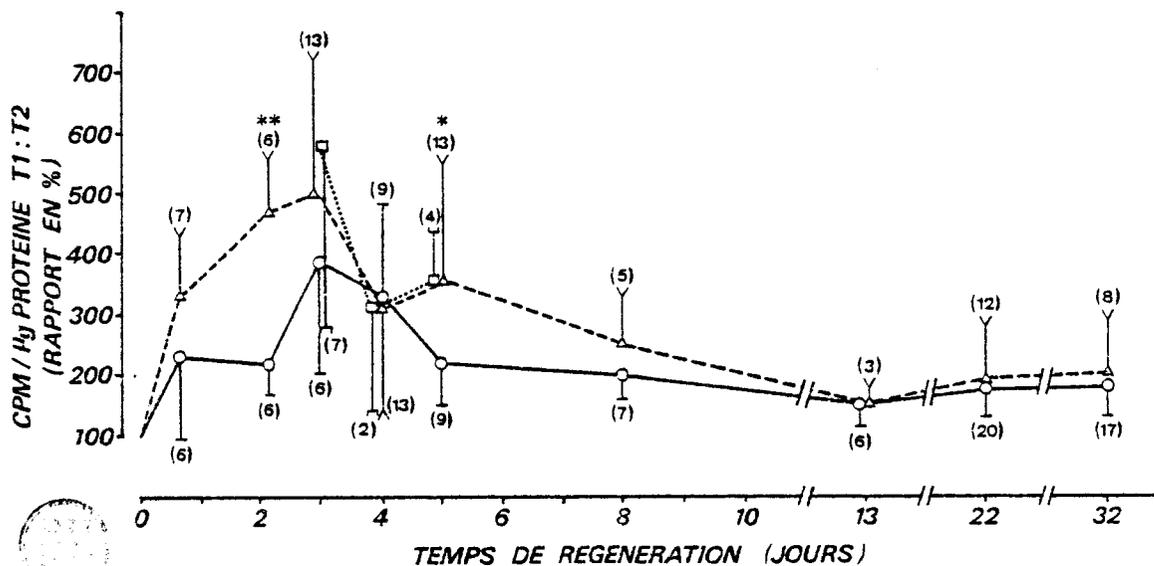


Fig. 29 - Cinétiques de l'incorporation d'uridine-³H (c.p.m./μg de protéine) dans les RNA de différents types de segments témoins : Etude chez *Nereis pelagica*.

Les résultats sont exprimés par un rapport en % des valeurs obtenues dans 2 types d'échantillons [échantillon constitué par l'avant-dernier segment de la souche (T₁) ; échantillon constitué par le 9ème segment devant le niveau d'amputation (T₂) X 100].

- Animaux uniquement amputés
- Animaux à opération simulée
- △—△ Animaux "dénervés"

Chaque point représente une valeur moyenne effectuée sur un nombre d'échantillons figuré entre parenthèses. Les barres verticales indiquent l'écart-type (+ ou -). Les astérisques désignent les moyennes obtenues chez les animaux "dénervés" qui sont significativement différentes de celles obtenues chez les vers uniquement amputés (test t de Student).

* p < 0,05 ; ** p < 0,01

On peut donc déduire de ce qui précède, que les augmentations d'incorporation d'uridine-³H observées 4 jours et 22 jours après la section dans l'échantillon contenant le régénérat (R + S) se manifestent essentiellement au sein même du régénérat (R) et non dans le segment souche qui le précède (S).

b) Cas des témoins à opération simulée

Essentiellement en raison de l'autotomie des segments opérés, mais également d'une importante mortalité, seulement 20 % des opérés ont pu être analysés. Il n'a donc pas été possible d'envisager, chez ce type de témoin, une étude complète de l'incorporation d'uridine-³H aux différents temps de régénération. C'est pourquoi, nous avons choisi d'étudier l'incorporation pour des temps courts de régénération correspondant au maximum d'incorporation observé chez les témoins uniquement amputés, c'est-à-dire 3,4 et 5 jours après la section.

α) Echantillon contenant le régénérat (R + S)

L'observation de la figure 28 montre que, comparé à celui enregistré chez les témoins sans blessure ventrale, le taux d'incorporation d'uridine-³H chez les témoins à opération simulée est semblable 3 jours après la section mais inférieur 4 et 5 jours après la section.

β) Echantillon constitué par l'avant-dernier segment de la souche (T₁)

Au 3ème et au 5ème jour après l'amputation, on constate que le taux d'incorporation d'uridine-³H est, chez les témoins à opération simulée, supérieur à celui enregistré chez les témoins uniquement amputés (Fig. 29).

Ce résultat démontre qu'une partie des synthèses de RNA évaluées 3 jours et 5 jours après la section dans l'échantillon contenant le régénérat (R + S) prélevé chez les témoins à opération simulée correspond à la cicatrisation de la plaie ventrale effectuée lors de l'ablation de la chaîne nerveuse.

2 - Evolution du taux d'incorporation d'uridine-³H au cours de la régénération effectuée en absence de chaîne nerveuse

Le faible pourcentage (20 %) d'animaux restant en expérience, après élimination des individus ayant subi une autotomie de la zone "dénervée", a nécessité l'opération d'environ 600 *Nereis* afin d'obtenir un nombre de vers suffisant pour chaque série expérimentale (Fig. 28).

a) Echantillon contenant le régénérat (R + S)

L'analyse de la figure 28 montre que, chez ces opérés "dénervés", la courbe d'évolution de l'incorporation d'uridine-³H présente un profil assez semblable à celle des témoins uniquement amputés, les valeurs d'incorporation se situant néanmoins à des niveaux différents.

- Au cours de la première phase, qui s'étend jusqu'à 8 jours après la section, on constate que l'incorporation d'uridine-³H, après une augmentation rapide 7 heures après la section, présente un pic important d'environ 6 fois l'activité de base (3ème jour après la section). L'incorporation d'uridine-³H, qui diminue entre le 3ème et le 4ème jour de régénération, va ensuite se stabiliser jusqu'à 8 jours de régénération.

- Au cours de la deuxième phase, on observe une légère élévation de l'incorporation d'uridine-³H entre le 13ème et le 22ème jour de régénération.

b) Echantillon constitué par l'avant-dernier segment de la souche (T₁)

L'observation de la figure 29 montre qu'une augmentation de l'incorporation d'uridine-³H est décelable dans ce segment dès le 1er jour qui suit l'amputation. Cette augmentation se poursuit et atteint un maximum (correspondant à 5 fois l'activité de base) 3 jours après la section. A partir de 8 jours de régénération, l'incorporation d'uridine-³H se stabilise à une valeur correspondant à environ 2 fois celle de base.

Le segment T₁ des vers "dénervés" possède à 3,4 et 5 jours de régénération le même taux d'incorporation d'uridine-³H que le segment équivalent des témoins à opération simulée. Par contre, il présente une incorporation plus importante que celle du segment T₁ des témoins uniquement amputés, jusqu'à 3 jours de régénération et 5 jours après la section. A partir de 8 jours de régénération, l'incorporation d'uridine-³H du segment T₁ est identique chez les opérés "dénervés" et chez les témoins uniquement amputés.

C - DISCUSSION

Nos résultats présentent un intérêt sur deux plans. En premier lieu, nous avons étudié l'évolution de l'incorporation d'uridine-³H dans les RNA au cours de la régénération postérieure normale, ce qui n'avait jamais été

envisagé chez les *Nereidae*. En second lieu, une influence stimulatrice de la chaîne nerveuse sur les synthèses de RNA au cours de la régénération postérieure a pu être mise en évidence.

1 - Evolution de la synthèse des RNA au cours de la régénération postérieure normale

Si l'on considère le profil des synthèses de RNA totaux au cours de la régénération en présence de chaîne nerveuse chez *Nereis*, on distingue deux phases successives marquées chacune par une augmentation puis une diminution des synthèses de RNA. La première s'étend jusqu'à 8 jours de régénération et correspond à la mise en place du pygidium, la seconde à celle des métamères.

- Au cours de la première phase de régénération, on observe un pic de synthèse des RNA 4 jours après la section. Une telle accélération des synthèses des RNA a également été observée 32 heures après la section chez la Planaire *Polycelis tenuis* (MARTELLY, BORNEY et LE MOIGNE, 1976) et 3 à 4 jours après la section chez les Annélides *Eisenia foetida* (LECHENAULT et GONTCHAROFF, 1973) et *Owenia fusiformis* (FONTES et THOUVENY, 1971). Chez *O. fusiformis*, ces derniers auteurs l'ont interprétée comme une synthèse précédant celle des protéines enzymatiques et structurales avant la différenciation morphologique du régénérat ; chez la Planaire *P. tenuis* où les phénomènes de régénération sont beaucoup plus rapides que chez les Annélides, MARTELLY et LE MOIGNE (1980) ont montré que ce pic de synthèse à 32 heures de régénération correspondait essentiellement à des RNA hétérogènes et à des m RNA en particulier.

Ce maximum de synthèse des RNA est suivi, chez *Nereis*, d'un ralentissement important pendant la différenciation du pygidium. C'est 8 jours après la section, lorsque le pygidium est différencié, que l'on enregistre la plus forte diminution des synthèses des RNA. Le même phénomène est constaté chez *Hydra littoralis* par VENUGOPAL et MOOKERJEE (1980) lorsque la régénération du disque basal et de l'hypostome est achevée.

- Au cours de la deuxième phase de régénération, une augmentation progressive mais importante des synthèses des RNA est observée jusqu'au 22ème jour de régénération. L'apparition des premiers segments s'effectue 10 jours environ après la section ; puis ceux-ci s'allongent, augmentent de volume et se différencient en même temps que d'autres segments se mettent en

place (voir Chapitre II). Durant cette phase, les mécanismes de croissance et de différenciation sont superposés. Un tel phénomène a également été signalé chez le Polychète *Syllis amica* par BOILLY (1967) qui a observé dans des blastèmes caudaux à la fois des cellules mésodermiques activées indifférenciées et des cellules mésodermiques évoluant dans le sens d'une différenciation précoce. Il est donc difficile de déterminer au cours de cette deuxième phase la part des synthèses dues à la croissance des segments et celle revenant à leur différenciation.

Pour conclure, les deux maxima de synthèse des RNA au cours de la régénération des *Nereis* correspondent respectivement à l'élaboration du blastème de régénération et à l'allongement du régénérat. Une telle observation rejoint celle de MORZLOCK et STOCUM (1971) qui ont montré chez les Amphibiens que les synthèses de RNA augmentent pendant les phases de dédifférenciation, d'accumulation et de prolifération du blastème et atteignent un maximum pendant la formation de nouvelles parties du membre de *Triturus viridescens*. Cette analyse biochimique corrobore donc nos résultats concernant l'étude morphologique et histologique de la régénération. Elle montre en effet que les deux phases de synthèse des RNA correspondent aux deux morphogénèses qui se succèdent dans la régénération caudale des *Nereis* à savoir celle du segment pygidial puis celle des segments intercalés entre le pygidium néoformé et la souche.

2 - Influence de la chaîne nerveuse sur la synthèse des RNA au cours de la régénération caudale

Si l'on compare les cinétiques d'incorporation d'uridine-³H en présence et en absence de chaîne nerveuse, on constate (Fig. 28) que les deux courbes présentent un profil assez semblable avec néanmoins des différences quantitatives plus ou moins importantes suivant les phases de régénération.

- Une comparaison, au cours de la première phase, de l'évolution du taux d'incorporation d'uridine-³H chez les vers "dénervés" et chez les témoins innervés montre que celui-ci est de 7 heures à 3 jours après la section plus important chez les "dénervés". Par contre, à partir de 4 jours de régénération, le phénomène s'inverse de façon irréversible. Cependant, les valeurs obtenues, en particulier dans le cas des animaux "dénervés", doivent être analysées en tenant compte des valeurs de l'incorporation d'uridine-³H dans le segment souche (S) qui accompagne le régénérat (R). De telles valeurs approchées, peuvent en être fournies par le segment témoin (T₁).

◦ En ce qui concerne l'augmentation importante de l'incorporation d'uridine-³H constatée chez les "dénervés" jusqu'à 3 jours après la section, l'ensemble de nos résultats semble montrer que celle-ci est due vraisemblablement à l'effet de la blessure ventrale (blessure qui n'existe pas chez les animaux uniquement amputés) ; en effet, dans les segments témoins (T₁) des animaux présentant une blessure ventrale (animaux "dénervés" et animaux à opération simulée), on enregistre un taux d'incorporation plus élevé que dans le segment équivalent (T₁), mais intact, des animaux uniquement amputés (Fig. 29).

◦ 4 jours après la section, au moment même où l'incorporation atteint un maximum chez les animaux uniquement amputés, on note par contre chez les *Nereis* "dénervées" ainsi que chez les animaux à opération simulée, une forte chute du taux d'incorporation d'uridine-³H ; celle-ci est également due à un effet de la blessure ventrale (Fig. 29).

◦ Après des temps de régénération supérieurs à 5 jours, l'incorporation d'uridine-³H est toujours plus importante chez les vers uniquement amputés que chez les *Nereis* "dénervées", la blessure ventrale du segment témoin (T₁) n'entraînant plus d'incorporation d'uridine-³H supplémentaire chez les vers "dénervés" (Fig. 29).

Corrélativement à la différenciation du pygidium, on constate une baisse du taux d'incorporation qui s'étend jusqu'à 8 jours après la section chez les individus normalement innervés et jusqu'au 13ème jour après l'amputation chez les opérés "dénervés" (Fig. 28). Sur le plan morphologique, comparé aux individus normalement innervés, un retard dans l'élaboration du blastème (5 jours contre 4 jours) et dans l'établissement du pygidium (9 à 10 jours contre 8 jours) est observé chez les animaux "dénervés" ; on peut donc penser qu'il existe, simultanément au retard dans l'édification du pygidium, un ralentissement des synthèses de RNA dû à la "dénervation", cette dernière autorisant toutefois l'édification d'un pygidium sans cirre anal à croissance normale. L'absence des cirres anaux dans les régénérats aneurogéniques suggère, en outre, que la synthèse des RNA pourrait être qualitativement différente dans les régénérats aneurogéniques et dans les régénérats normaux.

- Pendant la deuxième phase, le taux d'incorporation d'uridine-³H reste, chez les animaux "dénervés", toujours inférieur à celui observé chez les vers normalement innervés. Ce métabolisme est corrélatif d'une diminution de la croissance et d'une différenciation incomplète du régénérat aneurogénique.

Notre étude souligne donc l'importance de la chaîne nerveuse dans les biosynthèses des RNA au cours de la régénération. Un tel contrôle nerveux se retrouve chez les Amphibiens *Diemictylus viridescens* et *Triturus viridescens* où les nerfs jouent un rôle dans la régénération des membres et plus particulièrement exercent un contrôle sur la synthèse des RNA des tissus en régénération (DRESDEN, 1969 ; MORZLOCK et STOCUM, 1972 ; SINGER et CASTON, 1972). Chez la Planaire *Dugesia tigrina*, une neurosécrétion (originale du cerveau et (ou) de la chaîne nerveuse ventrale) stimule les synthèses de RNA au cours de la régénération postérieure (WEBB et FRIEDEL, 1979).

En conclusion, il apparaît que la chaîne nerveuse stimule la biosynthèse des RNA au cours de la régénération caudale des *Nereis*. Il n'est toutefois pas exclu que l'effet de la chaîne nerveuse puisse également se situer à un niveau qualitatif.

II. - ETUDE COMPARATIVE DE LA SYNTHÈSE DES RNA DANS DES RÉGÉNÉRATS ENTIERS ET DANS LES SECTEURS DORSAL ET VENTRAL DES RÉGÉNÉRATS CAUDAUX EDIFIÉS EN PRÉSENCE ET EN ABSENCE DE CHAÎNE NERVEUSE

La chaîne nerveuse contrôle l'établissement de la polarité dorso-ventrale et les synthèses de RNA totaux au cours de la régénération caudale. Ces résultats se devaient d'être complétés en analysant les synthèses de RNA au niveau des secteurs dorsal et ventral de régénérats normaux et aneu-rogéniques.

Les régénérats ont été analysés à 2 stades :

- 22 à 25 jours après la section : A ce stade, qui correspond à celui où les synthèses de RNA sont maximales dans le régénérat en pleine période de croissance et de différenciation, les différences du taux de synthèse des RNA entre individus normalement innervés et "dénervés" sont importantes.

- 45 à 60 jours après la section : A ce stade, les régénérats sont en fin de croissance régénératrice.

A - TECHNIQUES

Des individus intacts et des animaux préalablement "dénervés" sont amputés postérieurement afin d'obtenir des régénérats normaux et des régénérats aneu-rogéniques ; l'ablation de la chaîne nerveuse est effectuée selon

TABLEAU XI

Taux d'incorporation d'uridine-³H (c.p.m./ μ g de protéine) dans les régénérats entiers édifiés en présence (régénérat normal) ou en absence (régénérat aneurogénique) de chaîne nerveuse et dans le 9ème segment devant le régénérat (segment témoin), 22 à 25 jours après l'amputation, chez *Nereis pelagica*.

Zone analysée	Taux d'incorporation d'uridine- ³ H dans la zone analysée (moyenne \pm écart-type)
Régénérat normal	1251 \pm 942 ^{a*} (12)
Régénérat aneurogénique	216 \pm 119 ^b (9)
Segment témoin	44 \pm 12 ^c (7)

Entre parenthèses est indiqué le nombre d'opérés sur lequel ont été établies les moyennes.

* Les valeurs marquées d'une lettre différente diffèrent entre elles de façon significative (test t de Student) $p < 0,01$

la technique habituelle.

Au temps de régénération choisi (22 à 25 jours ou 45 à 60 jours), après incubation des opérés en présence d'uridine-³H, on prélève sur chaque animal en expérience 2 ou 4 types d'échantillons :

- Les deux premiers, prélevés chez tous les opérés, correspondent aux 2 moitiés dorsale et ventrale du régénérat. Chaque régénérat est séparé en 2 secteurs de taille équivalente à l'aide d'une incision longitudinale pratiquée de chaque côté de celui-ci. Une section transversale à la base du régénérat l'isole de la souche. Dans le cas des régénérats normaux, les parapodes sont éliminés au préalable à l'aide de ciseaux de Pascheff-Wolf.

- Les deux autres échantillons, prélevés chez la moitié des opérés, sont constitués par les secteurs dorsal et ventral du 9ème segment souche devant le régénérat. Ce segment, isolé de l'animal par deux sections transversales au niveau des dissépiments qui le limitent antérieurement et postérieurement, est séparé en 2 secteurs dorsal et ventral après ablation des parapodes. Ces 2 échantillons constituent des témoins indiquant l'activité de base des 2 secteurs opposés de l'animal.

L'évaluation de l'incorporation d'uridine-³H dans un régénérat ou segment entier est effectuée à partir de celle observée dans les 2 moitiés dorsale et ventrale correspondantes.

B - RESULTATS

Avant d'analyser le taux d'incorporation d'uridine-³H dans les moitiés dorsale et ventrale du régénérat normal et du régénérat aneurogénique, nous avons comparé celui enregistré dans les régénérats entiers (normaux et aneurogéniques), isolés de la souche, afin de préciser nos premiers résultats où les régénérats étaient associés à un segment de la souche (R + S).

1 - Taux d'incorporation d'uridine-³H dans les régénérats entiers âgés de 22 à 25 jours édifiés en présence ou en absence de chaîne nerveuse

On constate qu'à ce stade, le taux d'incorporation d'uridine-³H dans le régénérat normal est nettement supérieur à celui observé dans le régénérat aneurogénique (Tableau XI).

2 - Taux d'incorporation d'uridine-³H dans les secteurs dorsal et ventral de régénérats édifiés en présence ou en absence de chaîne nerveuse

Ayant constaté des variations individuelles très importantes du taux d'incorporation d'uridine-³H dans les régénérats (Tableau XI), la comparaison du taux d'incorporation entre les 2 secteurs dorsal et ventral des régénérats (normaux et aneurogéniques) et du segment témoin (9ème segment en avant du plan d'amputation) a été réalisée individuellement 22 à 25 jours et 45 à 60 jours après l'amputation. Elle a été exprimée dans le tableau XII par une moyenne des rapports individuels entre l'incorporation d'uridine-³H de la moitié ventrale et celle de la moitié dorsale.

TABLEAU XII

Comparaison de l'incorporation d'uridine-³H (c.p.m./µg de protéine) dans les secteurs ventral et dorsal exprimée par un rapport V/D (échantillon constitué par le secteur ventral : échantillon constitué par le secteur dorsal) : Etude chez des régénérats normaux ou aneurogéniques et chez des segments témoins (9ème segment devant le régénérat) de *Nereis pelagica*.

Zone analysée	V/D (moyenne ± écart-type)	
	22-25 jours après amputation	45-60 jours après amputation
Segment témoin	1,15 ± 0,40 (7)	1,06 ± 0,15 (6)
Régénérat normal	1,70 ± 0,34 (10)	1,17 ± 0,09 (7)
Régénérat aneurogénique	0,91 ± 0,19 (5)	0,94 ± 0,15 (5)

BU LILLE

Entre parenthèses est indiqué le nombre d'animaux sur lequel ont été établies les moyennes.

Les valeurs comparées qui diffèrent significativement (test t de Student) sont reliées par des flèches

* p < 0,01 ; ** p < 0,001

* Segment témoin

Dans ce segment, qui n'est pas impliqué dans la régénération et où le taux d'incorporation d'uridine-³H est faible (Tableau XI), on ne note pas de différence entre l'incorporation au niveau des 2 secteurs ventral et dorsal chez les animaux amputés depuis 22 à 25 jours ou depuis 45 à 60 jours.

* Régénérat normal

- Le régénérat de 22 à 25 jours, comprenant 8 ± 2 segments, présente un taux d'incorporation plus élevé (1,7 fois supérieur) dans le secteur ventral que dans le secteur dorsal.

- Le régénérat de 45 à 60 jours, comportant 15 ± 5 segments, montre un taux d'incorporation légèrement plus élevé dans le secteur ventral que dans le secteur dorsal.

* Régénérat aneurogénique

Chez les régénérats de 22 à 25 jours comprenant 6 ± 3 segments, ou ceux de 45 à 60 jours comportant 8 ± 4 segments, le taux d'incorporation d'uridine-³H ne diffère pas dans les 2 secteurs dorsal et ventral.

C - DISCUSSION

Nos résultats permettent de préciser deux aspects du rôle de la chaîne nerveuse dans la stimulation des synthèses de RNA dans les régénérats caudaux ; l'un portant sur l'ensemble du régénérat, affine les résultats précédemment obtenus, l'autre montre une action inégale de la chaîne nerveuse sur les 2 secteurs dorsal et ventral du régénérat.

Alors qu'il existe dans le régénérat normalement innervé une très forte augmentation des synthèses de RNA (par rapport à l'activité de base de l'animal), 22 à 25 jours après l'amputation, on remarque par contre dans le régénérat aneurogénique de même âge une augmentation des synthèses nettement moins marquée (Tableau XI). Les résultats présents, enregistrés sur des régénérats entiers isolés de la souche (R), renforcent les conclusions émises précédemment à partir des dosages effectués sur des régénérats associés au segment souche (R + S).

Si l'on compare l'activité de synthèse des RNA dans les territoires opposés transversalement (Tableau XII), on constate qu'en présence de la chaîne nerveuse (régénérat normal), les synthèses ne s'effectuent pas de manière homogène dans l'ensemble du régénérat. En effet, le secteur ventral contenant la chaîne nerveuse présente un taux de synthèse des RNA nettement supérieur (1,7 fois) à celui du secteur dorsal dépourvu de chaîne nerveuse, ceci 22 à 25 jours après la section c'est à dire lorsque la segmentation se poursuit activement ; ce rapport entre les synthèses au niveau des 2 secteurs opposés va nettement s'atténuer 45 à 60 jours après l'amputation (différence

non significative entre les valeurs des témoins et des régénérats normaux) lorsque la segmentation du régénérat est presque achevée.

Par contre, dans les régénérats édifiés en absence de chaîne nerveuse (régénérats aneurogéniques), les synthèses, qui sont globalement plus réduites que dans les régénérats normaux, s'effectuent (Tableau XII) de manière uniforme dans les 2 moitiés dorsale et ventrale que l'on soit en pleine phase de segmentation (22 à 25 jours après la section) ou en fin de segmentation (45 à 60 jours après la section).

L'ensemble de ces résultats démontre donc que la chaîne nerveuse stimule les synthèses de RNA mais de manière hétérogène en favorisant surtout les synthèses au niveau du secteur ventral au cours de la régénération ; son action diminue en fin de régénération et ne s'exerce plus au sein des segments différenciés (Tableau XII). Dans les régénérats soustraits à l'influence de la chaîne nerveuse, il n'existe pas de stimulation préférentielle de la chaîne nerveuse sur le secteur ventral, les synthèses de RNA sont analogues sur toute la périphérie du régénérat.

On remarque ainsi une correspondance frappante entre les synthèses de RNA totaux dans le régénérat caudal et le rôle de la chaîne nerveuse dans la différenciation dorso-ventrale du régénérat ; en effet, que l'on se place sur les plans morphogénétique ou biochimique, le secteur ventral diffère du secteur dorsal dans le régénérat normal et présente dans le régénérat aneurogénique un comportement analogue à celui du secteur dorsal. Il est donc permis de considérer les synthèses de RNA comme un bon critère biochimique de la différenciation dorso-ventrale des régénérats, tout au moins pendant les stades de la segmentation. Toutefois, des informations complémentaires sont nécessaires pour étayer cette interprétation. Elles pourraient être fournies par des dosages à différents stades de la régénération et par l'utilisation d'inhibiteurs de la synthèse des RNA, ceci dans le but de perturber la polarité du régénérat. Des concordances de même ordre, entre le type de régénérat édifié (céphalique ou caudal) et les synthèses de protéines, de DNA et de RNA, ont été observées chez la Planaire *Dugesia gonocephala* par COWARD et FLICKINGER (1965). Ces auteurs constatent qu'en comparaison avec ceux des animaux intacts, des altérations dans les patterns des synthèses étudiées sont observées chez les animaux en régénération ; ils déterminent l'existence d'un niveau important des synthèses de protéines et du DNA semblant être associé avec la différenciation d'une tête et une augmentation

des synthèses des RNA qui semble correspondre à la différenciation caudale. Comme chez *Nereis*, ces différences disparaissent lorsque la régénération est achevée.

Cette différence de métabolisme (synthèse des RNA totaux) entre le secteur dorsal et le secteur ventral du régénérat, conditionnée par la chaîne nerveuse, n'exclut pas l'existence d'une action plus spécifique de la chaîne nerveuse sur la différenciation ventrale. On peut penser que chez *Nereis*, la chaîne nerveuse permettrait la synthèse d'un plus grand nombre de catégories de protéines dans le secteur ventral que dans le secteur dorsal. A ce sujet, l'étude de la régénération du membre du Triton *Notophthalmus viridescens* a apporté des résultats contradictoires : DEARLOVE et STOCUM (1974) ont démontré que la dénervation modifie le pattern protéique à tous les stades de la régénération, résultat allant dans le sens de l'hypothèse précédemment émise. Par contre, GARLING et TASSAVA (1984) ont obtenu un résultat totalement opposé.

CONCLUSION DE LA TROISIEME PARTIE

Nos résultats montrent qu'au cours de la régénération caudale établie en présence ou en absence de chaîne nerveuse, l'évolution de l'incorporation d'uridine-³H dans les régénérats se caractérise par 2 phases qui correspondent aux 2 morphogenèses successives de la régénération caudale, à savoir la formation du pygidium puis celle des métamères.

L'absence de la chaîne nerveuse réduit fortement l'incorporation d'uridine-³H dans les RNA au cours de la segmentation du régénérat. Nous avons pu montrer que le contrôle de la chaîne nerveuse sur la synthèse des RNA s'exerce :

- D'une manière globale, en stimulant les synthèses des RNA de l'ensemble du régénérat.
- D'une manière préférentielle, le secteur ventral du régénérat présentant une activation des synthèses nettement supérieure à celle observée dans le secteur dorsal.

CONCLUSION GENERALE

Notre travail a consisté en une analyse expérimentale de l'influence de la chaîne nerveuse dans la régénération postérieure et dans l'établissement de la polarité dorso-ventrale du régénérat caudal chez les *Nereidae*. L'expérimentation *in vivo* est basée essentiellement sur deux types d'opérations modifiant les conditions d'innervation au niveau du plan d'amputation postérieur de l'animal : ablations et greffes de chaîne nerveuse (accompagnée ou non de paroi de corps) ou de paroi de corps.

Dans cette conclusion, nous considèrerons d'abord le rôle de la chaîne nerveuse dans la régénération caudale puis nous discuterons du déterminisme de la polarité dorso-ventrale du régénérat caudal.

1 - Rôle de la chaîne nerveuse dans la régénération caudale

Chez les Annélides, un rôle important de la chaîne nerveuse dans la régénération caudale a été mis en évidence chez des espèces qui se sont révélées incapables de régénérer en absence de chaîne nerveuse [Oligochètes : *Criodrilus lacuum* (JANDA, 1926), *Eisenia foetida* (BAILEY, 1930), *Dero limosa* (STOLTE, 1933), *Rhynchelmis limosella* (ZHINKIN, 1936) - Polychète : *Spirographis spallanzanii* (KIORTSIS et MORAITOU, 1965)].

Chez *Nereis*, le régénérat caudal édifié en absence de chaîne nerveuse est de petite taille et segmenté, mais avec une morphogenèse parapodiale absente (régénérat aneurogénique) ou réduite (régénérat partiellement innervé). Ce résultat démontre que la *Nereis* a le pouvoir de régénérer en direction postérieure en absence de chaîne nerveuse ; il met également en évidence les rôles trophique et organisateur de la chaîne nerveuse dans la régénération postérieure. Ces deux points seront envisagés successivement.

a) Faculté de régénération en absence de chaîne nerveuse

Chez *Nereis*, le déclenchement de la morphogenèse régénératrice postérieure et la production de nouveaux segments ne sont pas subordonnés à la présence de la chaîne nerveuse. La *Nereis* est donc, dans l'état actuel de nos connaissances, la seule Annélide où a été mise en évidence une régénération postérieure en absence de chaîne nerveuse. Cette faculté que présente la *Nereis* est à rapprocher des résultats expérimentaux obtenus chez des Annélides où la régénération céphalique est possible en absence de chaîne nerveuse (voir mises au point d'AVEL,

1947 et de DURCHON, 1967]). Plusieurs auteurs ont souligné l'aspect quantitatif du rôle de la chaîne nerveuse dans la régénération céphalique des Annélides (ABELDOOS et THOUVENY, 1960 ; AVEL, 1961 ; KAWAKAMI, 1961). De même, chez les Amphibiens, les travaux de SINGER (1952, 1959 et 1974) ont montré qu'un nombre minimum de fibres nerveuses est nécessaire à la régénération des membres. Ces résultats ont permis à AVEL (1961) d'établir une comparaison entre le rôle de la chaîne nerveuse dans la régénération céphalique des Annélides et celui des nerfs dans la régénération des membres d'Amphibiens. Ce même auteur a émis (1961) une hypothèse relative à la régénération céphalique des Annélides qui pourrait également expliquer la capacité des *Nereidae* à régénérer postérieurement en absence de chaîne nerveuse : L'action stimulatrice du système nerveux périphérique serait suffisante chez certaines espèces pour déclencher le processus régénérateur.

b) Rôles trophique et organisateur de la chaîne nerveuse dans la régénération postérieure

Chez *Nereis*, la présence de la chaîne nerveuse est nécessaire pour que s'effectuent la croissance et l'organisation complètes du régénérat.

◦ Rôle trophique

La petite taille des régénérats obtenus en absence de chaîne nerveuse, due à une segmentation plus lente et à une croissance segmentaire plus réduite que dans les régénérats normaux, souligne ce rôle de la chaîne nerveuse.

Une constatation du même ordre a été effectuée chez les Annélides dans le cas des régénérats céphaliques obtenus en absence de chaîne nerveuse (voir revues de AVEL, 1947 et 1950 et de DURCHON, 1967). De même, chez les Amphibiens, SINGER et CRAVEN (1948) ont constaté que la dénervation d'un membre en cours de régénération entraîne l'arrêt complet de la croissance transversale du régénérat qui s'allonge et se différencie en une patte miniature.

◦ Rôle organisateur

Si l'on considère les deux types de régénérats obtenus en absence de chaîne nerveuse, on y dénote l'absence de cirres anaux et de parapodes dans ceux totalement dépourvus de cordons nerveux (régénérats aneurogéniques) et la présence de quelques parapodes à la base du régénérat et (ou) d'un ou deux cirres anaux dans ceux possédant

quelques cordons nerveux (régénérats partiellement innervés). En outre, ces deux types de régénérats sont dépourvus de structures typiquement ventrales (chaîne nerveuse, néphridies et musculature longitudinale ventrale).

2 - Déterminisme de la polarité dorso-ventrale du régénérat caudal

Le problème du déterminisme de la polarité dorso-ventrale chez les Annélides n'avait été jusqu'à présent envisagé que par AVEL (1937, 1941 et 1942) dans le cas de la régénération céphalique de l'Oligochète *E. foetida*. Nous l'avons abordé en analysant la polarité dorso-ventrale des régénérats caudaux obtenus dans différentes conditions d'innervation (absence ou présence de chaîne nerveuse, greffe d'une chaîne nerveuse supplémentaire).

La polarité du régénérat a été appréciée de deux manières :

- par rapport à la polarité dorso-ventrale d'un segment
.....
intact du corps
.....

Dans un tel segment, la polarité dorso-ventrale est révélée morphologiquement et histologiquement.

* Morphologiquement, elle se traduit au niveau du pygidium par la présence de deux cirres anaux disposés ventro-latéralement et au niveau des métamères par la présence d'une paire de parapodes segmentaires disposés latéralement. Ces parapodes, dont la rame dorsale est munie d'un long cirre et la rame ventrale d'un cirre plus court, délimitent les deux territoires opposés (dorsal et ventral).

En outre, la forme des surfaces tégumentaires et la répartition des pigments diffèrent dorsalement et ventralement : la face dorsale convexe contient des pigments clairs alors que la face ventrale, plus plane, en est dépourvue.

* Histologiquement, la différenciation dorso-ventrale se traduit par la disposition ventrale (chaîne nerveuse et néphridies) ou dorsale (organes cilio-phagocytaires) de certaines structures et par la forme des faisceaux musculaires longitudinaux.

- par l'apparition d'une morphogénèse parapodiale
.....

On sait que la création d'une discontinuité tissulaire par la mise en contact des parois de corps de territoires opposés (dorsal et ventral) provoque l'induction d'une morphogénèse parapodiale surnuméraire au niveau de la zone de contact hétérologue : ces parapodes sont toujours disposés perpendiculairement à cette zone de contact et

sont orientés de telle manière que leur rame dorsale est en continuité avec le territoire dorsal et leur rame ventrale en continuité avec le territoire ventral (BOILLY-MARER, 1971 a). Nous avons apprécié l'apparition d'une morphogenèse parapodiale surnuméraire soit par analyse directe du régénérat obtenu (dans le cas de la présence de parapodes sur ce dernier) soit indirectement, selon la technique de BOILLY-MARER, en greffant un fragment de régénérat dépourvu de parapode sur un portegreffe de qualité connue.

La polarité transversale des régénérats caudaux a été envisagée successivement en présence (régénération normale), puis en absence de chaîne nerveuse et enfin en présence d'une chaîne nerveuse supplémentaire.

a) Polarité transversale des régénérats édifiés au cours de la régénération normale

Après simple amputation postérieure, la polarité dorso-ventrale se rétablit progressivement dans le régénérat selon un modèle identique à celui des segments souches.

Il convient de souligner que la migration progressive des parapodes, au cours de leur différenciation et de leur croissance, depuis une position ventrale jusqu'à une position latérale, signifie que le territoire de nature ventrale, d'abord très étroit et limité à une petite bande de part et d'autre de la chaîne nerveuse, occupe finalement tout l'espace du secteur ventral. Par contre, le territoire de nature dorsale qui s'étendait à l'origine sur les zones dorsale, latérales et une partie de la zone ventrale va ensuite occuper dans les segments différenciés la seule zone dorsale. Ces observations suggèrent que la croissance transversale du segment, qui est simultanée à sa différenciation, s'effectue surtout par le développement du territoire ventral, ce qui va dans le sens des résultats relatifs aux biosynthèses de RNA : Celles-ci présentent pendant la segmentation et la différenciation des métamères (phénomènes qui ne peuvent être dissociés) une activité nettement plus élevée dans le secteur ventral que dans le secteur dorsal du régénérat, contrairement à ce que l'on enregistre au niveau de métamères différenciés où les synthèses de RNA mesurées au niveau des deux secteurs dorsal et ventral ne diffèrent pas significativement.

b) Polarité transversale des régénérats édifiés
en absence de chaîne nerveuse

L'ensemble des résultats expérimentaux (d'ordre morphologique, histologique et biochimique) démontre la nature uniformément dorsale des deux secteurs opposés (dorsal et ventral) du régénérat entier (cas des régénérats aneurogéniques) ou des segments régénérés dépourvus de parapodes et (ou) de cirres anaux (cas des régénérats partiellement innervés).

Ainsi, dans le cas des régénérats aneurogéniques, alors que le secteur dorsal des métamères présente les caractères typiques d'un territoire de nature dorsale, le secteur ventral de ces mêmes métamères est dépourvu de structures ventrales caractéristiques (chaîne nerveuse, néphridies et musculature longitudinale ventrale) et présente par contre des caractères de type dorsal (forme convexe et pigments clairs).

D'autre part, sur le pygidium aneurogénique, on remarque que le secteur ventral de ce dernier se comporte au cours de l'hétéronéréidation de la même manière que le secteur dorsal ; les papilles pygidiales, qui n'existent pas entre les cirres anaux du pygidium normal, constituant alors une couronne complète autour de l'anus.

En outre, nous avons démontré le comportement morphogénétique de type dorsal des deux moitiés ventrale et dorsale du régénérat aneurogénique ; la greffe de l'un ou l'autre de ces territoires opposés dans une paroi de corps ventrale provoquant dans tous les cas l'induction de parapodes surnuméraires au niveau de contact entre greffon et porte-greffe.

En ce qui concerne la synthèse des RNA, nous avons constaté au cours de la segmentation et de la différenciation des métamères, que les taux de synthèse enregistrés dans chacun des deux secteurs dorsal et ventral des régénérats aneurogéniques ne différaient pas de façon significative.

Ces résultats, qui suggèrent que la qualité ventrale ou dorsale de la paroi de corps est déterminée par la présence ou non de la chaîne nerveuse au cours de la régénération caudale, ont pu être précisés par l'étude des régénérats édifiés en présence de deux chaînes nerveuses.

c) Polarité transversale des régénérats édifiés en présence d'une chaîne nerveuse supplémentaire greffée en position hétérotopique

Des régénérats présentant deux chaînes nerveuses se sont développés après greffe d'une chaîne nerveuse en position dorsale. En raison des difficultés de régénération que présente la chaîne nerveuse implantée, de tels régénérats ne se sont édifiés que dans quelques cas ; en particulier lorsque la chaîne nerveuse était associée à un fragment de paroi du corps ventrale et plus rarement après greffe d'une chaîne nerveuse accompagnée de son épiderme sous-jacent.

Lorsque les deux chaînes nerveuses situées aux pôles opposés (dorsal et ventral) du segment souche ont régénéré postérieurement, les métamères du régénérat édifié présentent deux territoires de nature ventrale (l'un normal situé ventralement, l'autre supplémentaire situé dorsalement). Ces deux territoires sont bordés par deux rangées de parapodes (deux latéro-ventrales normales et deux latéro-dorsales supplémentaires) qui les séparent de deux territoires de nature dorsale situés latéralement. Le territoire supplémentaire, situé dorsalement et dont la qualité ventrale est révélée directement sur le régénérat par la présence et l'orientation des parapodes supplémentaires le séparant des deux territoires latéraux de nature dorsale, est parfaitement symétrique (dans son aspect morphologique, sa structure histologique et en ce qui concerne la qualité de ses tissus) au territoire ventral normal.

La polarité transversale des régénérats à deux chaînes nerveuses est modifiée par rapport à celle des régénérats normaux ; dans de telles conditions d'innervation, la chaîne nerveuse implantée induit une "ventralisation" du territoire régénéré issu d'une souche de nature dorsale.

En conclusion, nous avons établi un rôle certain de la chaîne nerveuse dans l'établissement de la polarité dorso-ventrale au cours de la régénération postérieure des *Nereidae* et ceci quelle que soit la nature des tissus de la souche dont dérivent les tissus régénérés.

La chaîne nerveuse intervient dans la différenciation du régénérat en assurant la mise en place de la qualité (information de position) ventrale dans la paroi de corps située dans son voisinage immédiat (zone ventrale du régénérat normal, zones ventrale et dorsale du régénérat contenant deux chaînes nerveuses). Cette qualité ventrale permet secondairement le développement de l'organogenèse complète du régénérat (mise

en place des cirres anaux, parapodes, néphridiés et musculature longitudinale ventrale). En absence de contact avec la chaîne nerveuse, on enregistre une autodifférenciation de la qualité dorsale. D'autre part, la possibilité d'obtenir la régénération dans le sens dorsal d'une paroi de corps médio-ventrale dépourvue de chaîne nerveuse démontre que le support tissulaire des qualités dorsale ou ventrale réside dans cette paroi. Enfin, nous avons montré que la synthèse des RNA semble constituer un bon critère de la différenciation des régénérats ; au cours de la régénération normale, les taux de synthèse sont nettement plus élevés au niveau du secteur ventral qu'au niveau du secteur dorsal.

Dans l'avenir, il conviendrait de préciser les mécanismes cellulaires responsables de la détermination de la polarité dorso-ventrale.

BIBLIOGRAPHIE

A

- ABELOOS (M), 1965 - L'histogenèse dans la régénération des Vers. *In* : "Regeneration in animals and related problems", V. KIORTSIS, V.A.L. TRAMPUSCH Eds, North-Holl. Publ. Co., Amsterdam : 216-227.
- ABELOOS (M), LECAMP (M), 1931 - Sur la production de formations anormales et multiples dans les membres du triton par transplantation de régénérats. C.R. Acad. Sci. Paris, 192 : 639-641.
- ABELOOS (M), THOUVENY (Y), 1960 - Conditions histologiques de la régénération chez l'Annélide *Magalia perarmata* Marion-Bohr. C.R. Acad. Sci. Paris, 250 : 3736-3737.
- AVEL (M), 1932 - 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. Sci. Paris, 194 : 2166-2168.
- 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. Sci. Paris, 205 : 255-256.
- AVEL (M), 1941 - Origine intrinsèque des facteurs de la symétrie bilatérale dans les régénérats de tête chez les Lombrics. C.R. Acad. Sci. Paris, 213 : 460-462.
- AVEL (M), 1942 - Sur l'autonomie de la différenciation des régénérats céphaliques chez les Lombrics. C.R. Acad. Sci. 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. Ann. Biol., 26 : 241-256.

AVEL (M), 1961 - L'influence du système nerveux sur la régénération chez les Urodèles et les Oligochètes. Bull. Soc. Zool. Fr., 86 : 464 - 483.

B

BAILEY Jr. (P.L.), 1930 - The influence of the nervous system in the regeneration of *Eisenia foetida* Savigny. J. exp. Zool., 57 : 473-509.

BAILEY Jr. (P.L.), 1939 - Anterior regeneration in the earthworm *Eisenia*, in the certain absence of central nervous tissue at the wound region. J. exp. Zool., 80 : 287-293.

BAILEY Jr. (P.L.), 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., 79 : 13-29.

BART (A), 1965 a - Sur l'origine des formations surnuméraires au cours de la régénération des pattes chez *Carausius morosus* Br. C.R. Acad. Sci. Paris, 261 : 1901-1903.

BART (A), 1965 b - Induction expérimentale d'une morphogenèse accompagnant ou non la régénération de la patte de *Carausius morosus* Br. C.R. Acad. Sci. Paris, 261 : 5619-5622.

BART (A), 1969 - Recherches expérimentales sur le déclenchement et le développement de morphogenèses de type régénératrices chez un Insecte : *Carausius morosus* Br. Thèse Doct. Sci. Nat., Lille, n° 192, 196 pages.

BART (A), 1971 - Modalités de formation et de développement d'un centre morphogénétique surnuméraire chez *Carausius morosus* Br. Wilhelm Roux'Archiv., 168 : 97-124.

BASKIN (D.G.), 1971 a - The supporting role of neuroglia in *Nereis* (Annelida, Polychaeta). Anat. Rec., 169 : 273-274.

- BASKIN (D.G.), 1971 b - The fine structure of neuroglia in the central nervous system of nereid polychaetes. Z. Zellforsch. mikrosk. Anat., 119 : 295-308.
- BASKIN (D.G.), 1971 c - Fine structure, functional organization and supportive role of neuroglia in *Nereis*. Tissue and Cell, 3 : 579-588.
- BODENSTEIN (D), 1937 - Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. IV. Zur Analyse experimentell erzeugter Bein-Mehrfachbildungen. Wilhelm Roux'Archiv., 136 : 745-785.
- BOHN (H), 1965 - Analyse der Regenerationsfähigkeit der Insektenextremität durch Amputations - und Transplantationsversuche an Larven der afrikanischen Schabe *Leucophaea maderae* Fabr. (Blattaria). II Achsendetermination. Wilhelm Roux'Archiv., 156 : 449-503.
- BOHN (H), 1967 - Transplantationsexperimente mit interkalärer Regeneration zum Nachweis eines sich segmental wiederholenden Gradienten im Bein von *Leucophaea* (Blattaria). Verh. dtsh. zool. Ges., Suppl. 30 : 499-508.
- BOHN (H), 1970 a - Interkaläre Regeneration und segmentale Gradienten bei den Extremitäten von *Leucophaea* Larven (Blattaria). I. Femur und Tibia. Wilhelm Roux'Archiv., 165 : 303-341.
- BOHN (H), 1970 b - Interkaläre Regeneration und segmentale Gradienten bei den Extremitäten von *Leucophaea* Larven (Blattaria). II. Coxa und Tarsus. Develop. Biol., 23 : 355-379.
- BOHN (H), 1972 - The origin of the epidermis in the supernumerary regenerates of triple legs in cockroaches (Blattaria). J. Embryol. exp. Morph., 28 : 185-208.
- BOILLY (B), 1967 - 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 : 167-204.

- BOILLY (B), 1968 - Contribution à l'étude de l'origine des cellules de régénération chez les Annélides Polychètes. Thèse Doct. Sci. Nat., Lille, n° 172, 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), 1973 - Induction d'une queue et de parapodes surnuméraires par déviation de l'intestin chez les *Nereidae* (Annélides Polychètes). J. Embryol. exp. Morph., 30 : 329-343.
- BOILLY (B), 1974 - Mode d'action du cerveau sur la régénération caudale de *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Annélide Polychète). Wilhelm Roux'Archiv., 174 : 195-209.
- BOILLY (B), BOILLY-MARER (Y), 1972 - Rôle des contacts tissulaires dans le déclenchement de la morphogenèse régénératrice chez la *Nereis*. Bull. Soc. Zool. Fr., 97 : 295-309.
- BOILLY (B), BOILLY-MARER (Y), COMBAZ (A), 1975 - Données morphologiques et anatomiques sur quelques cas de dédoublement chez les *Nereidae* : Interprétation morphogénétique. Wilhelm Roux'Archiv., 178 : 139-156.
- BOILLY-MARER (Y), 1969 - Induction expérimentale de parapodes surnuméraires chez l'Annélide Polychète *Nereis pelagica* L. C.R. Acad. Sci. Paris, 268 : 1300-1302.
- BOILLY-MARER (Y), 1971 a - Néof ormation de parapodes surnuméraires par greffe hétérologue de paroi de corps chez *Nereis pelagica* L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. 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. Sci. 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 Doct. Sci. Nat., Lille, 168 pages.
- BOILLY-MARER (Y), COMBAZ (A), 1972 - Différenciation aneurale de papilles pygidiales chez une *Heteronereis* (*Nereis pelagica* L., Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Paris, 274 : 1693-1696.
- BRADFORD (M.M.), 1976 - A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Anal. Biochem., 72 : 248-254.
- BRYANT (S.V.), ITEN (L.E.), 1976 - Supernumerary limbs in Amphibians : Experimental production in *Notophthalmus viridescens* and a new interpretation of their formation. Develop. Biol., 50 : 212-234.
- BULLIERE (D), 1970 - Interprétation des régénérats multiples chez les Insectes. J. Embryol. exp. Morph., 23 : 337-357.
- BULLIERE (D), 1971 - Utilisation de la régénération intercalaire pour l'étude de la détermination cellulaire au cours de la morphogenèse chez *Blabera craniifer* (Insecte Dictyoptère). Develop. Biol., 25 : 672-709.
- BULLIERE (D), BULLIERE (F), MOUNAJI (K), DE REGGI (M), GHARIB (B), 1982 - Positional cell surface antigens in an Insect appendage. Wilhelm Roux'Archiv., 191 : 222-227.
- BULLOCK (T.H.), HORRIDGE (G.A.), 1965 - Structure and function in the nervous systems of Invertebrates, D.M. WHITAKER, R. EMERSON, D. KENNEDY, G.W. BEADLE Eds., Freeman and Compagny, San Francisco and London, Vol. 1 : 661-789.

C

- CHAPRON (C), 1971 - Relations entre les événements morphogénétiques de la régénération et les synthèses d'acides ribonucléiques et de protéines. Etude chez *Eisenia foetida* (Oligochaeta). C.R. Acad. Sci. Paris, 272 : 859-862.
- COMBAZ (A), 1972 - Potentialités régénératrices des régénérats aneurogéniques de *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Paris, 274 : 1509-1512.
- COMBAZ (A), 1974 - Sur le rôle de la chaîne nerveuse dans la régénération caudale des *Nereidae* (Annélides Polychètes). Arch. Zool. exp. gén., 115 : 293-319.
- COMBAZ (A), 1975 - Régénération caudale en présence d'une chaîne nerveuse supplémentaire greffée dorsalement chez *Nereis pelagica* L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Paris, 280 : 2773-2776.
- COMBAZ (A), BOILLY (B), 1971 - Particularités de la morphogenèse parapodiale dans des régénérats faiblement innervés chez *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Paris, 273 : 951-954.
- COMBAZ (A), BOILLY (B), 1974 - Etude expérimentale et histologique de la régénération caudale en l'absence de chaîne nerveuse chez les *Nereidae* (Annélides Polychètes). Ann. Embryol. Morph., 7 : 171-197.
- COMBAZ (A), BOILLY-MARER (Y), 1976 - Mise en évidence de la nature dorsale de la paroi de corps du régénérat aneurogénique de *Nereis pelagica* L. (Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Paris, 283 : 785-788.
- COWARD (S.J.), FLICKINGER (R.A.), 1965 - Axial patterns of protein and nucleic acid syntheses in intact and regenerating planaria. Growth, 29 : 151-163.
- CROWELL (J.R.), 1937 - Factors affecting regeneration in the earthworm. J. exp. Zool., 76 : 1-33.

D

- DAWYDOFF (C), 1959 - Ontogenèse des Annélides. A. - Polychètes. In : "Traité de Zoologie", P.P. GRASSE, Masson & Cie Ed., Paris, 5, 1er fasc. : 594-641.
- DEARLOVE (G.E.), STOCUM (D.L.), 1974 - Denervation-induced changes in soluble protein content during forelimb regeneration in the adult newt, *Notophthalmus viridescens*. J. exp. Zool., 190 : 317-327.
- DEHORNE (A), 1950 - Les premières phases de la régénération postérieure de *Nereis diversicolor*. Arch. Zool. exp. gén., 86 : 97-102.
- DHAINAUT-COURTOIS (N), 1977 - Localisation en microscopies photonique et électronique de l'activité cholinestérasique chez un Invertébré marin (*Nereis pelagica* L., Annélide Polychète). C.R. Acad. Sci. Paris, 284 : 941-944.
- DRESDEN (M.H.), 1969 - Denervation effect on newt limb regeneration : DNA, RNA and protein synthesis. Develop. Biol., 19 : 311-320.
- DURCHON (M), 1967 - Rôle du système nerveux dans la régénération chez les Annélides. Bull. Soc. Zool. Fr., 92 : 319-331.
- DURCHON (M), JOLY (P), 1978 - L'endocrinologie des Invertébrés, Collection "Le Biologiste". Presses Universitaires de France, 235 pages.

F

- FAGE (L), 1906 - Recherches sur les organes segmentaires des Annélides Polychètes. Ann. Sci. Nat. Zool. Paris, 3 : 261-410.
- FAUVEL (P), 1959 - Classe des Annélides Polychètes. Annelida Polychaeta (Grube, 1851). In : "Traité de Zoologie", P.P. GRASSE, Masson & Cie Ed., Paris, 5, 1er fasc. : 13-196.
- FONTES (M), COULON (J), DELGROSSI (M.H.), THOUVENY (Y), 1983 - Muscle de-differentiation and contractile protein synthesis during post-traumatic regeneration by *Owenia fusiformis* (Polychaete annelid). Cell Diff., 13 : 267-282.

- FONTES (M), RAILHAC (C), THOUVENY (Y), 1979 - Pattern of RNA synthesis during the regeneration by *Owenia fusiformis*. *Biochimie*, 61 : 369-377.
- FONTES (M), THOUVENY (Y), 1971 - Inhibition de la régénération antérieure de l'Annélide *Owenia fusiformis* par l'actinomycine D et le thiophénicol, en rapport avec la synthèse du RNA. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 273 : 1873-1876.
- FRANQUINET (R), LENDER (T), LE MOIGNE (A), 1975 - Incorporation d'uridine ³H-5 et de leucine ³H-5 dans les cellules de Planaires *Polycelis tenuis* (Iijima) cultivées *in vitro*. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 280 : 2253-2256.
- FRENCH (V), 1976 - Leg regeneration in the cockroach, *Blattella germanica*. II. Regeneration from a non-congruent tibial graft/host junction. *J. Embryol. exp. Morph.*, 35 : 267-301.
- FRENCH (V), BRYANT (P.J.), BRYANT (S.V.), 1976 - Pattern regulation in epimorphic fields. *Science*, 193 : 969-981.

G

- GABRIEL (A), 1968 - Etude biochimique et autoradiographique de la synthèse d'acide ribonucléique au cours de la régénération de la Planaire *Dugesia gonocephala* (Turbellarié Triclade). Effets des rayons X et du mercaptoéthanol sur cette synthèse. *Ann. Embryol. Morph.*, 1 : 249-258.
- GARLING (D.J.), TASSAVA (R.A.), 1984 - Injury, nerve, and wound epidermis related electrophoretic and fluorographic patterns in forelimbs of adult newts. *J. exp. Zool.*, 231 : 221-241.
- GOLDFARB (A.J.), 1909 - The influence of the nervous system in regeneration. *J. exp. Zool.*, 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.

- GOODRICH (E.S.), 1893 - On a new organ in the *Lycoridea*, and on the nephridium in *Nereis diversicolor* O.F. Müll. Quart. J. micr. Sci., 34 387-402.
- GOODRICH (E.S.), 1895 - On the coelom, genital ducts and nephridia. Quart. J. micr. Sci., 37 : 477-510.
- GOODRICH (E.S.), 1945 - The study of nephridia and genital ducts since 1895. Quart. J. micr. Sci., 86 : 113-392.
- GOSS (R.J.), 1969 - Segmental addition in Annelids. In : "Principles of Regeneration", Academic Press, New York and London : 74-90.
- GWYN (D.G.), HEARDMAN (V), 1965 - A cholinesterase - Bielschowsky staining method for mammalian motor end plates. Stain Tech., 40 : 15-18.

H

- HERLANT-MEEWIS (H), DELIGNE (J), 1965 - Influence of the nervous system on regeneration in Annelids. In : "Regeneration in animals and related problems", V. KIORTSIS, V.A.L. TRAMPUSCH Eds, North-Holl. Publ. Co., Amsterdam : 228-239.
- HERLANT-MEEWIS (H), NOKIN (A), 1963 - Cicatrisation et premiers stades de régénération pygidiale chez *Nereis diversicolor*. Ann. Soc. Roy. zool. Belg., 93 : 137-154.
- HOARAU (F), 1967 - Etude des schistomélies obtenues après transplantation de l'antenne chez *Helleria brevicornis* Ebner. C.R. Acad. Sci. Paris, 264 : 959-962.
- HOARAU (F), 1969 - La régulation dans les territoires de régénération chez l'Isopode terrestre *Helleria brevicornis* Ebner. Ann. Embryol. Morph., 2 : 87-104.

HOLDER (N), WEEKES (C), 1984 - Regeneration of surgically created mixed-handed axolotl forelimbs : pattern formation in the dorso-ventral axis. J. Embryol. exp. Morph., 82 : 217-239.

HOLMES (G.E.), 1931 - The influence of the nervous system on regeneration in *Nereis virens*, Sars. J. exp. Zool., 60 : 485-509.

J

JANDA (V), 1926 - Die Veränderung des Geschlechtscharakters und die Neubildung des Geschlechtsapparats von *Criodrilus lacuum* Hoffm. unter kunstlichen Bedingungen. Wilhelm Roux' Archiv., 107 : 200-204.

JAVOIS (L.C.), ITEN (L.E.), 1982 - Supernumerary limb structures after juxtaposing dorsal and ventral chick wing bud cells. Develop. Biol., 90 : 127-143.

JAVOIS (L.C.), ITEN (L.E.), MURPHY (D.J.), 1981 - Formation of supernumerary structures by the embryonic chick wing depends on the position and orientation of a graft in a host limb bud. Develop. Biol., 82 : 343-349.

K

KAWAKAMI (I.K.), 1961 - Experimental analysis of factors influencing regeneration in the earthworm. Jap. J. Zool., 13 : 141-164.

KIORTSIS (V), MORAITOU (M), 1965 - Factors of regeneration in *Spirographis spallanzanii*. In : "Regeneration in animals and related problems", V. KIORTSIS, V.A.L. TRAMPUSCH Eds, North-Holl. Publ. Co., Amsterdam : 250-261.

KOECHLIN (N), 1964 - Régénération des néphridies thoraciques de *Sabella pavonina* Savigny (Annélide Polychète). Cah. Biol. Mar., 5 : 367-383.

KOELLE (G.B.), FRIEDENWALD (J.S.), 1949 - Histochemical method for localizing cholinesterases activity. Proc. Soc. Exp. Biol. Med. New-York, 70 : 617-622.

KROPP (B), 1933 - Brain transplantation in regenerating earthworms. J. exp. Zool., 65 : 107-129.

L

LECHENAULT (H), GONTCHAROFF (M), 1973 - Le métabolisme des acides nucléiques et des protéines au cours des six premiers jours de la régénération céphalique d'*Eisenia foetida* (Sav.). Wilhelm Roux'Archiv., 173, 60-76.

LHEUREUX (E), 1970 - Etude des schizomélies expérimentales de l'appendice locomoteur chez l'araignée *Tegenaria saeva* Bl. C.R. Acad. Sci. Paris, 270 : 709-711.

LHEUREUX (E), 1975 - Régénération des membres irradiés de *Pleurodeles waltlii* Michah (Urodèle). Influence des qualités et orientations des greffons non irradiés. Wilhelm Roux'Archiv., 176 : 303-327.

LHEUREUX (E), 1977 - Importance des associations de tissus du membre dans le développement des membres surnuméraires induits par déviation de nerf chez le Triton *Pleurodeles waltlii* Michah. J. Embryol. exp. Morph., 38 : 151-173.

LHEUREUX (E), 1978 - Recherches expérimentales sur la morphogenèse régénératrice du membre de Pleurodèle (Amphibien Urodèle). Thèse Doct. Sci. Nat., Lille, n° 417, 214 pages.

LOWRY (O.H.), ROSEBROUGH (N.J.), FARR (A.L.), RANDALL (R.J.), 1951 - Protein measurements with the Folin phenol reagent. J. Biol. Chem., 193 : 265-275.

M

MADEN (M), 1982 - Supernumerary limbs in amphibians. Amer. Zool., 22 : 131-142.

MADEN (M), 1983 - A test of the predictions of the boundary model regarding supernumerary limb structure. J. Embryol. exp. Morph., 76 : 147-155.

- MARKWELL (M.A.K.), HAAS (S.M.), BIEBER (L.L.), TOLBERT (N.E.), 1978 - A modification of the Lowry procedure to simplify protein determination in membrane and lipoprotein samples. *Anal. Biochem.*, 87 : 206-210.
- MARTELLY (I), BORNEY (C), LE MOIGNE (A), 1976 - Mise en évidence de deux phases dans les synthèses d'ARN au cours de la régénération de Planaire (*Polycelis tenuis-nigra*). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 282 : 1805-1808.
- MARTELLY (I), LE MOIGNE (A), 1980 - Ribonucleic acid metabolism during planarian regeneration. *Reprod. Nutr. Develop.*, 20 : 1527-1537.
- MORGAN (T.H.), 1902 - Experimental studies of internal factors of regeneration of the earthworm. *Wilhelm Roux'Arch.*, 14 : 562-591.
- MORZLOCK (F.V.), STOCUM (D.L.), 1971 - Patterns of RNA synthesis in regenerating limbs of the adult newt, *Triturus viridescens*. *Develop. Biol.*, 24 : 106-118.
- MORZLOCK (F.V.), STOCUM (D.L.), 1972 - Neural control of RNA synthesis in regenerating limbs of the adult newt *Triturus viridescens*. *Wilhelm Roux'Archiv.*, 171 : 170-180.

N

- NOULIN (G), 1970 - Conditions de la différenciation de péréiopodes surnuméraires uniques ou multiples chez l'Oniscoïde *Porcellio dilatatus* Brandt. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 270 : 2305-2307.
- NOULIN (G), 1971 - Etude de la production de formations surnuméraires simples par greffe d'hypoderme et de la régénération de formations surnuméraires doubles chez *Porcellio dilatatus* Brandt. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 272 : 3195-3198.
- NUSBAUM (J), 1908 - Weitere Regenerationstudien an Polychaeten. Über Regeneration von *Nereis diversicolor* O.F. Müller. *Z. Wiss. Zool.*, 89 : 109-163.

O

OKADA (Y.K.), KAWAKAMI (I.K.), 1943 - Transplantation experiments in the earthworm *Eisenia foetida* (Savigny) with special 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.

OLIVE (P.J.W.), 1974 - Cellular aspects of regeneration hormone influence in *Nereis diversicolor*. J. Embryol. exp. Morph., 32 : 111-131.

R

REYNOLDS (E.S.), 1963 - The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol., 17 : 208-212.

S

SAUZIN-MONNOT (M.J.), LENDER (T), 1976 - Synthèses biochimiques au cours des premières étapes de la régénération des Planaires. Action possible du système nerveux. Bull. Soc. Zool. Fr., 101, Suppl. 3 : 21-27.

SCHILT (J), 1970 - Induction expérimentale d'excroissances par des greffes hétéropolaires chez la Planaire *Dugesia lugubris* O. Schmidt. Ann. Embryol. Morph., 3 : 93-106.

SHAW (V.K.), BRYANT (P.J.), 1975 - Supernumerary regeneration in the large milkweed bug *Oncopeltus fasciatus*. Develop. Biol., 45 : 221-230.

SIEGMUND (G), 1928 - Die Bedeutung des Nervensystems bei der Regeneration, untersucht an *Eisenia*. Biol. Generalis, 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", C.S. THORNTON Ed., Univ. Chicago Press, Chicago : 59-80.

- SINGER (M), 1974 - Neurotrophic control of limb regeneration in the newt. Ann. N.Y. Acad. Sci., 228 : 308-322.
- SINGER (M), CASTON (J.D.), 1972 - Neurotrophic dependence of macromolecular synthesis in the early limb regeneration of the newt, *Triturus*. J. Embryol. exp. Morph., 28 : 1-11.
- SINGER (M), CRAVEN (L), 1948 - The growth and morphogenesis of the regenerating forelimb of adult *Triturus* following denervation at 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 : 135-196.
- STEPHAN (F), SCHILT (J), 1967 - Expériences d'autogreffes hétéropolaires chez la Planaire *Dugesia lugubris* O. Schmidt. C.R. Acad. Sci. Paris, 264 : 3016-3019.
- STEPHAN-DUBOIS (F), 1958 - Le rôle des leucocytes dans la régénération caudale de *Nereis diversicolor*. Arch. Anat. Micr., 47 : 605-652.
- STOLTE (H.A.), 1933 - Die Herkunft des Regenerationsmaterials in der Teilungszone von *Dero limosa* Leidy und das Problem der Aktivierung dieser Zellen. Z. Wiss. Zool., 143 : 156-200.

T

- TANK (P.W.), 1978 - The occurrence of supernumerary limbs following blastemal transplantation in the regenerating forelimb of the axolotl, *Ambystoma mexicanum*. Develop. Biol., 62 : 143-161.
- TANK (P.W.), 1981 - Pattern formation following 180 degree rotation of regeneration blastemas in the axolotl, *Ambystoma mexicanum*. J. exp. Zool., 217 : 377-388.

- THOMS (S.D.), STOCUM (D.L.), 1984 - Retinoic acid-induced pattern duplication in regenerating Urodele limbs. *Develop. Biol.*, 103 : 319-328.
- THORNTON (C.S.), STEEN (T.P.), 1962 - Eccentric blastema formation in aneurogenic limbs of *Amblystoma* larvae following epidermal cap deviation. *Develop. Biol.*, 5 : 328-343.
- THORNTON (C.S.), THORNTON (M.T.), 1970 - Recuperation of regeneration in denervated limbs of *Amblystoma* larvae. *J. exp. Zool.*, 173 : 293-302.
- 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. Sci. Marseille*, 31 : 45-69.

V

- VENUGOPAL (G), MOOKERJEE (S), 1980 - Macromolecular synthesis & pattern formation in *Hydra* : Part II-RNA & protein syntheses in regenerating hydras. *Ind. J. exp. Biol.*, 18 : 1375-1378.

W

- WEBB (R.A.), FRIEDEL (T), 1979 - Isolation of a neurosecretory substance which stimulates RNA synthesis in regenerating planarians. *Experientia*, 35 : 657-658.
- WILSON (D.M.), 1960 - Nervous control of movement in annelids. *J. exp. Biol.*, 37 : 46-56.
- WOLPERT (L), 1969 - Position information and the spatial pattern of cellular differentiation. *J. Theor. Biol.*, 25 : 1-47.

Y

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.

Z

ZHINKIN (L.N.), 1936 - The influence of the nervous system on regeneration in *Rhynchelmis limosella* Hof. J. exp. Zool., 73 : 43-65.

PLANCHES

PLANCHE I

POLARITE DORSO-VENTRALE DES METAMERES

Etudes morphologique et histologique des métamères situés au niveau des 2/3 postérieurs de N. pelagica.

a et b - Faces ventrale et dorsale d'un même animal.

a - Face ventrale.

Noter la dépression médio-ventrale à l'emplacement de la chaîne nerveuse (cn). Les sacs néphridiaux (→), situés à la base des parapodes (p), sont visibles par transparence.

b - Face dorsale.

Remarquer la teinte plus sombre de l'épiderme de cette face, comparée à celle de la face ventrale (fig. a). Observer la disposition régulière des pigments clairs (○), immédiatement en arrière de chaque dissépiment (d).

vd : vaisseau sanguin dorsal.

c - Face dorsale d'un individu présentant d'abondants granules pigmentaires noirs (→).

pic : pigments clairs ; vd : vaisseau sanguin dorsal.

d - Coupe transversale d'un segment.

Noter la forme convexe de la face dorsale (FD) et celle plus plane de la face ventrale (FV). Les faisceaux musculaires longitudinaux ventraux (mlv) présentent une forme repliée contrairement à celle des faisceaux musculaires longitudinaux dorsaux (mld).

cd : cirre parapodial dorsal ; cn : chaîne nerveuse ; cv : cirre parapodial ventral ; ne : neuropode ; nep : néphridie ; no : notopode ; np : nerf pédiéux ; vd : vaisseau sanguin dorsal ; vv : vaisseau sanguin ventral.

e - Coupe transversale de la chaîne nerveuse ventrale au niveau d'un ganglion.

cg : cortex glial ; e : épiderme ; ln : lame neurale ; mo : muscle oblique ; neu : neuropile ; pk : périkaryons des neurones.

A → P : axe antéro-postérieur.

Barres d'échelle : a, b, c et d, 500 µm ; e, 50 µm.

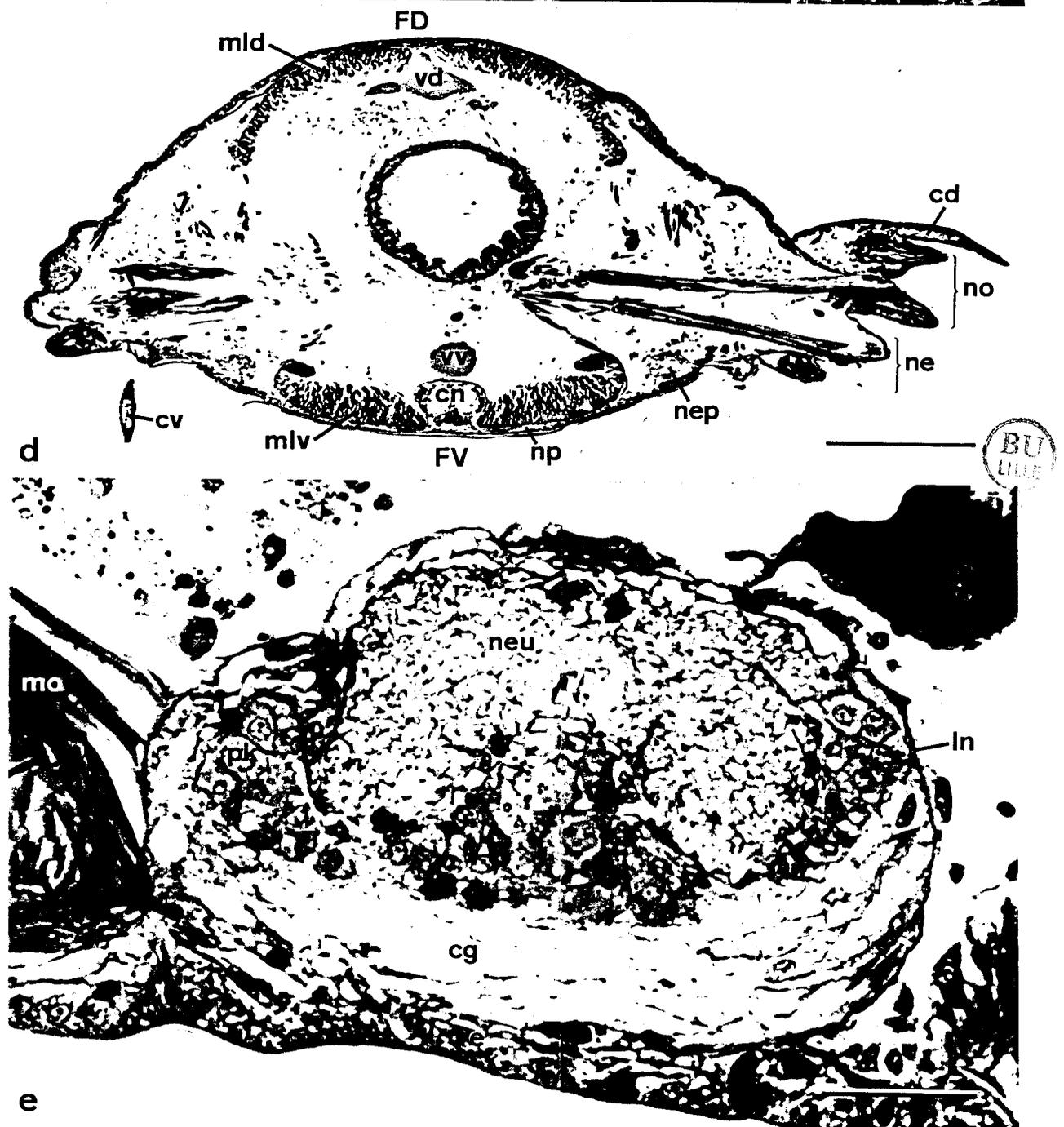
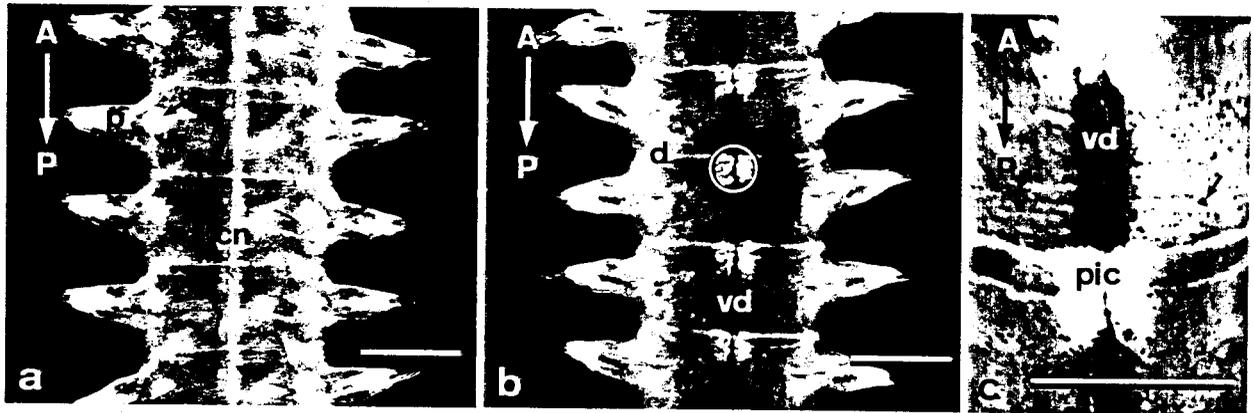


PLANCHE II

POLARITE DORSO-VENTRALE DES METAMERES

Etude histologique des métamères situés au niveau des 2/3 postérieurs des Nereis.

a et b - Coupes transversales d'un segment de *N. pelagica*.

a - Vue d'ensemble.

b - Détail de la région ventro-latérale d'une coupe passant par le sac néphridial (nep), le nerf pédieux (np) et le ganglion pédieux (gp).

cv : cirre parapodial ventral ; FD : face dorsale ; FV : face ventrale ;
gp : ganglion pédieux ; i : intestin ; mc : musculature circulaire ;
mld : muscle longitudinal dorsal ; mlv : muscle longitudinal ventral ;
nep : néphridie ; ocp : organe cilio-phagocytaire ; vd : vaisseau sanguin dorsal ; vld : vaisseau sanguin latéro-dorsal.

c - Coupe frontale ventrale d'un segment de *N. pelagica*, passant par le sac néphridial (nep).

gp : ganglion pédieux ; p : parapode.

d et e - Coupes frontales dorsales d'un segment de *N. diversicolor*, passant par les organes cilio-phagocytaires (ocp).

d - Vue d'ensemble.

e - Détail montrant les crêtes ciliées (→) sur la face convexe de l'organe cilio-phagocytaire.

A → P : axe antéro-postérieur.

d : dissépiment ; lb : lame basale ; mld : muscle longitudinal dorsal ;
vs : vaisseau sanguin.

f - Coupe transversale d'un segment de *N. diversicolor*, passant par l'organe cilio-phagocytaire (ocp) : Détail de la région dorso-latérale.

Noter que l'organe cilio-phagocytaire présente une face concave appliquée contre les muscles longitudinaux dorsaux (mld) et une face convexe où sont situées les crêtes ciliées (→).

FD : face dorsale.

Barres d'échelle : 100 µm.

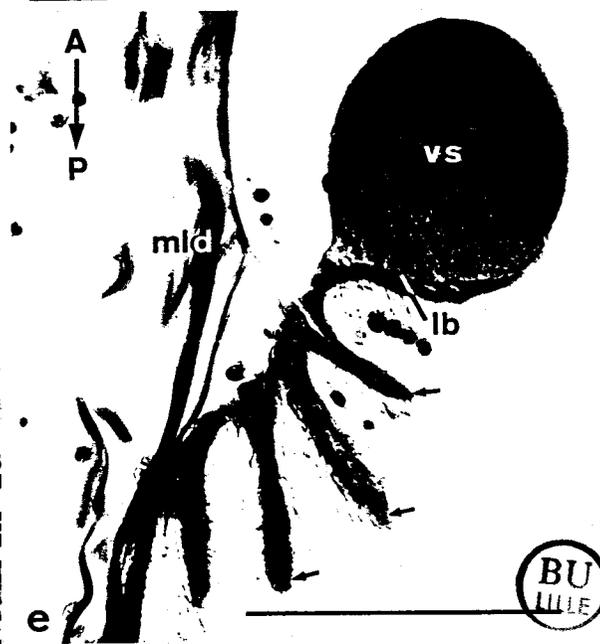
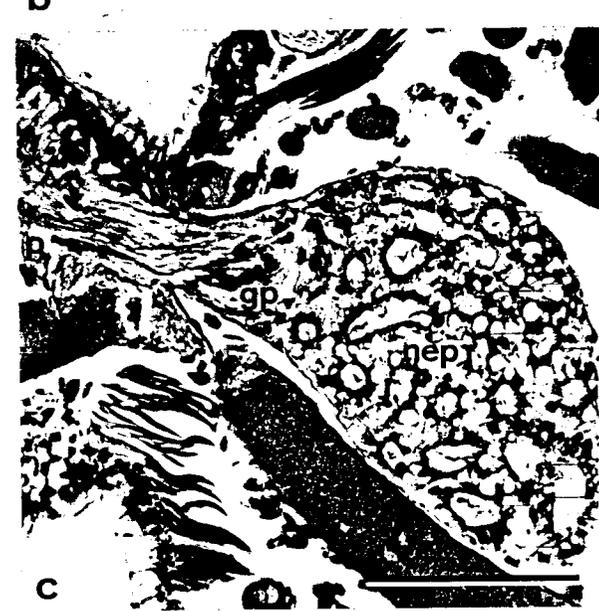
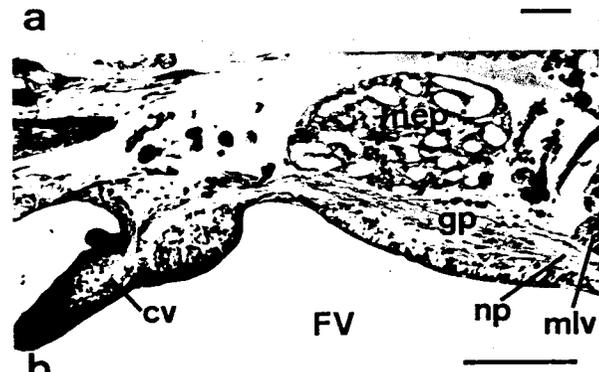
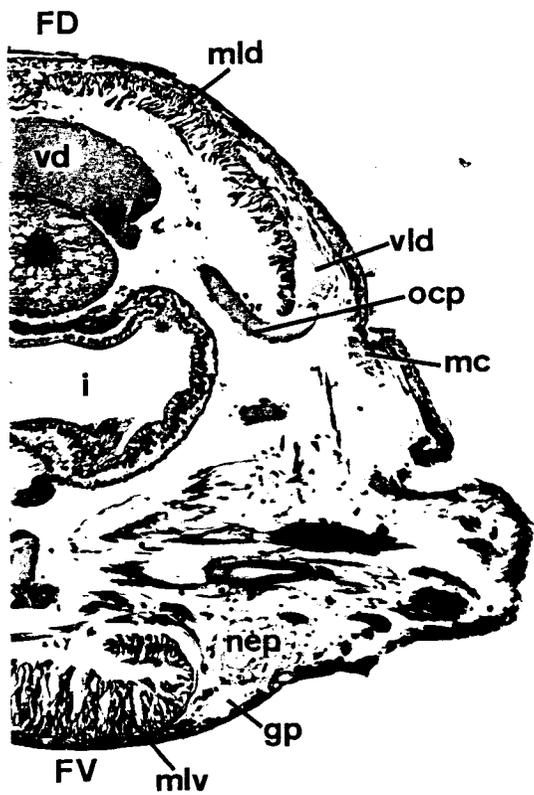


PLANCHE III

REGENERATION CAUDALE NORMALE

Etude morphologique.

- a - Vue ventrale d'un régénérat de 15 jours chez *N. diversicolor* (pièce fixée).
Remarquer la position ventro-latérale des ébauches parapodiales (→).
ca : cirre anal ; cn : chaîne nerveuse ; ma : mamelon anal.
- b - Vue ventrale d'un régénérat de 30 jours chez *N. diversicolor*.
ca : cirre anal ; pr : parapode régénéré ; va : vaisseau sanguin anal ; vt :
vaisseau sanguin transversal ; vv : vaisseau sanguin ventral.
- c - Vue ventrale de la partie apicale d'un régénérat de 30 jours chez *N. pelagica*
(Microscopie électronique à balayage).
Remarquer les ébauches parapodiales (→) dans les derniers segments différenciés.
ca : cirre anal ; ebcd : ébauche du cirre parapodial dorsal ; ebcv : ébauche
du cirre parapodial ventral ; ma : mamelon anal ; py : pygidium ; s : soie
parapodiale ; si : sillon anal médian.
- d et e - Faces ventrale (fig. d) et dorsale (fig. e) d'un régénérat de *N. pelagica*,
30 jours après la section.
ca : cirre anal ; cd : cirre parapodial dorsal ; cn : chaîne nerveuse ; p :
parapode ; pic : pigments clairs ; vd : vaisseau sanguin longitudinal dorsal ;
vt : vaisseau sanguin transversal.

Les traits obliques indiquent le niveau d'amputation.

Barres d'échelle : 500 µm.

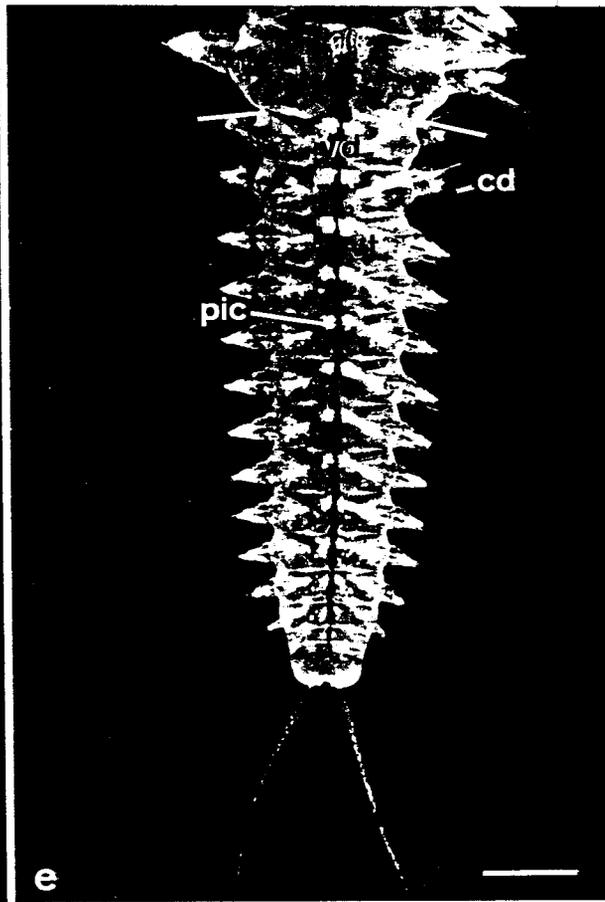
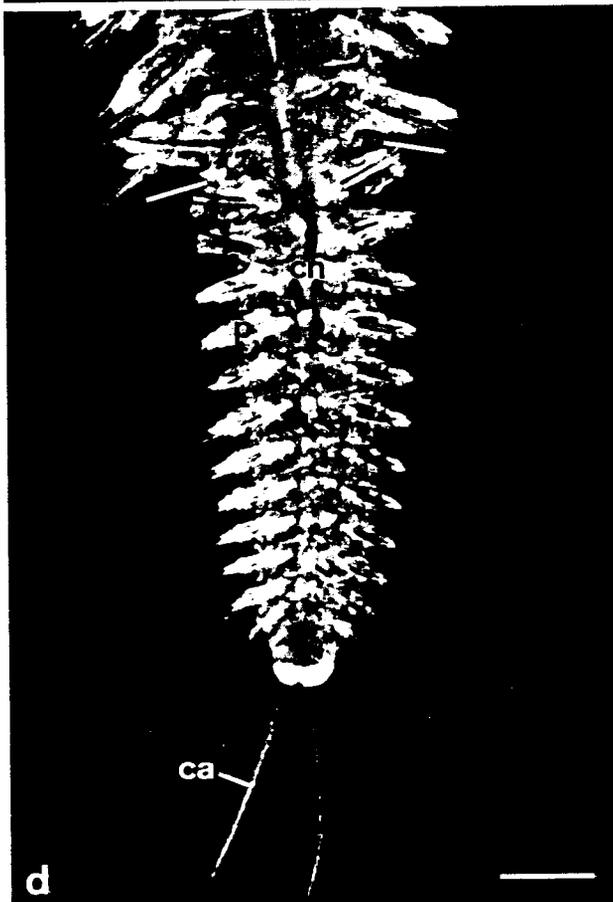
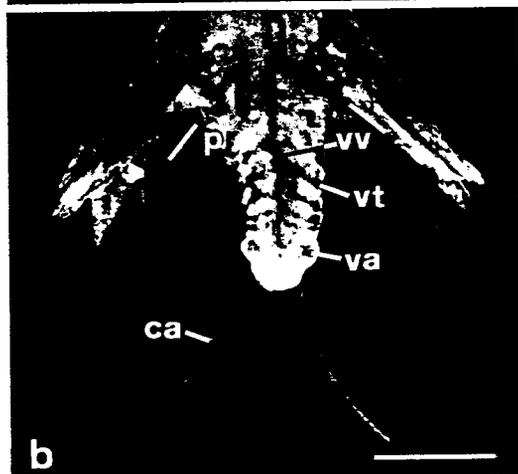
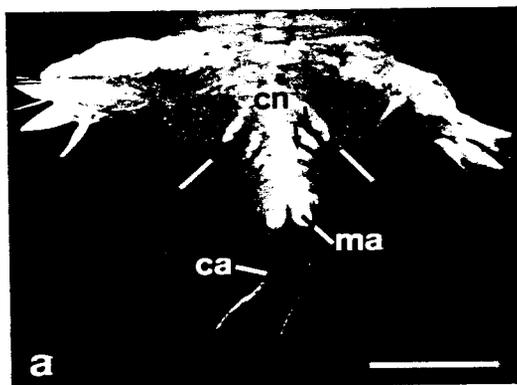


PLANCHE IV

REGENERATION CAUDALE NORMALE

Etude histologique.

- a - Coupe frontale d'un régénérat de *N. diversicolor*, 8 jours après la section (le trait oblique indique le niveau d'amputation).
Remarquer la formation de dissépiments (→) par étirement des cellules coelomiques dans le sens transversal.
dpy : dissépiment pygidial ; e : épiderme ; va : vaisseau sanguin anal.
- b - Coupe transversale passant en avant de la zone de prolifération prépygidiale d'un régénérat de *N. diversicolor* âgé de 15 jours : Détail d'une ébauche de bulbe sétigère (bu).
Noter la migration épidermique en direction du coelome (c) et la présence d'une figure mitotique (→).
lb : lame basale ; e : épiderme ; so : somatopleure.
- c - Coupe frontale ventrale d'un régénérat de *N. diversicolor* âgé de 15 jours, passant par les bulbes sétigères (→).
me : cellules mésodermiques des bandelettes ventro-latérales ; py : pygidium ; vv : vaisseau sanguin ventral.
- d - Coupe frontale ventrale d'un régénérat de *N. pelagica*, 1 mois après l'amputation.
Noter que la différenciation des parapodes est de moins en moins avancée au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la partie antérieure du régénérat.
A → P : axe antéro-postérieur.
bu : bulbe sétigère ; ca : cirre anal ; d : dissépiment ; na : nerf axial ; py : pygidium ; vt : vaisseau sanguin transversal ; vv : vaisseau sanguin ventral.
- e - Coupe transversale d'un pygidium de régénérat de *N. pelagica*, 1 mois après l'amputation.
co : cordon nerveux ; eep : épiderme épais ; FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; ma : mamelon anal ; td : tube digestif.

Barres d'échelle : a, c, d et e, 50 µm ; b, 10 µm.

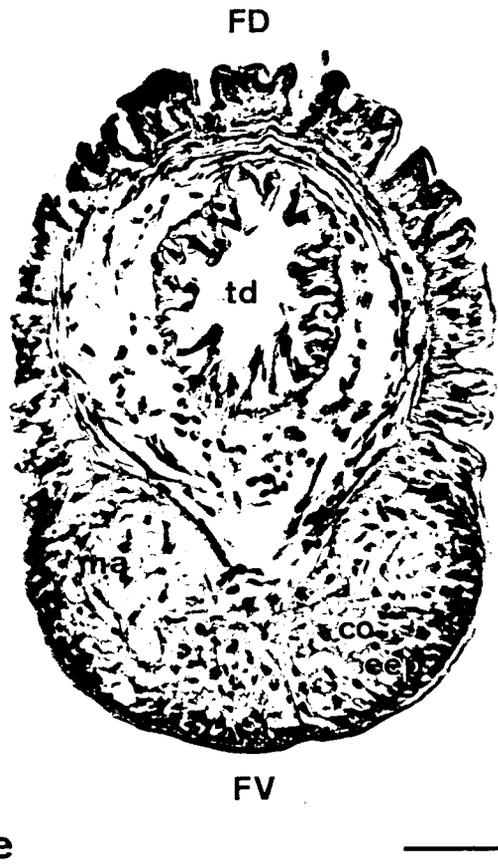
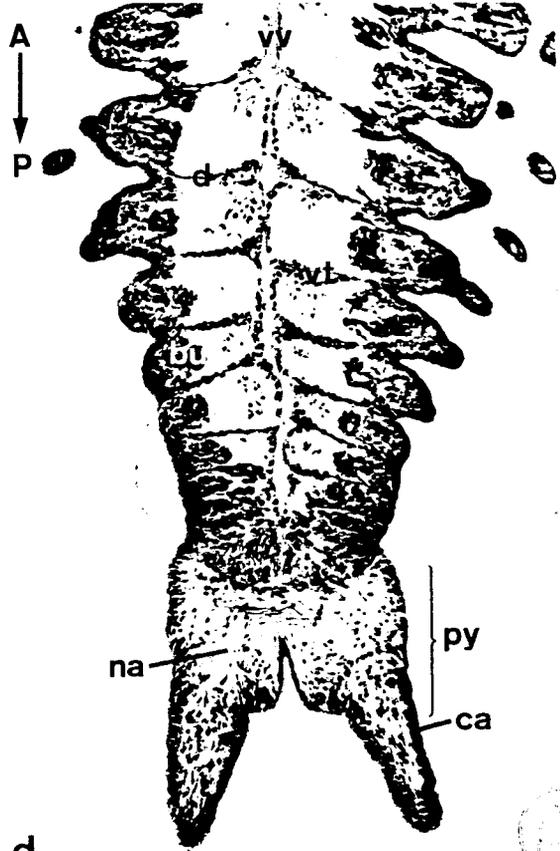


PLANCHE V

REGENERATION CAUDALE NORMALE

Innervation du régénérat chez N. pelagica : Mise en évidence par détection de l'activité cholinestérasique (technique de KOELLE et FRIEDENWALD modifiée).

a - Coupe frontale ventrale de métamères régénérés 3 mois 1/2 après l'amputation. Remarquer les ganglions de la chaîne nerveuse ventrale (cn) et les nerfs segmentaires I (nI), II (nII) et IV (nIV) disposés de l'avant vers l'arrière d'un segment. Le nerf II se renfle latéralement en un ganglion pédieux (gp) puis se divise, dans le parapode (p), en deux branches : une dorsale (npd) et une ventrale (npv).

d : dissépiment ; ncv : nerf du cirre parapodial ventral.

b - Coupe frontale légèrement dorsale passant par le secteur dorsal du pygidium (py) d'un régénérat de 3 mois.

Remarquer l'innervation (→) située à la base du pygidium et l'absence d'appendice sur ce dernier segment.

d : dissépiment ; e : épiderme ; i : intestin.

c - Coupe frontale dorsale de métamères régénérés 3 mois 1/2 après la section. Noter la présence des prolongements dorsaux des nerfs segmentaires I (nI), II (nII) et IV (nIV).

d : dissépiment ; ncd : nerf du cirre parapodial dorsal ; vd : vaisseau sanguin dorsal.

d - Coupe frontale ventrale des derniers métamères et du pygidium (py) régénérés 3 mois 1/2 après l'amputation.

ca : cirre anal ; cn : chaîne nerveuse ; gp : ganglion pédieux ; na : nerf axial du cirre anal ; np : nerf pédieux ; p : parapode.

A → P : axe antéro-postérieur.

Barres d'échelle : 100 µm.

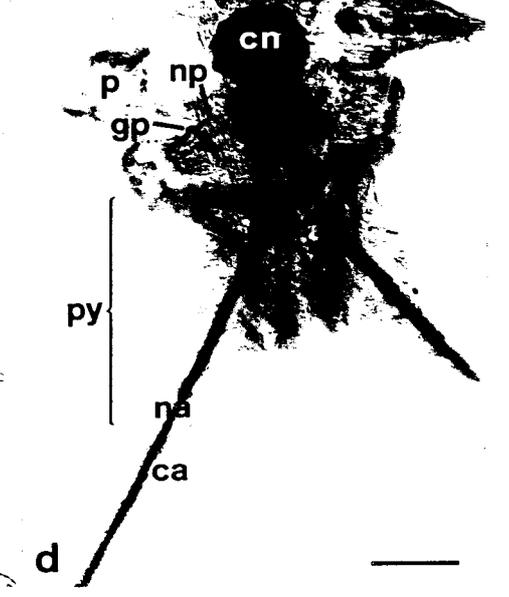
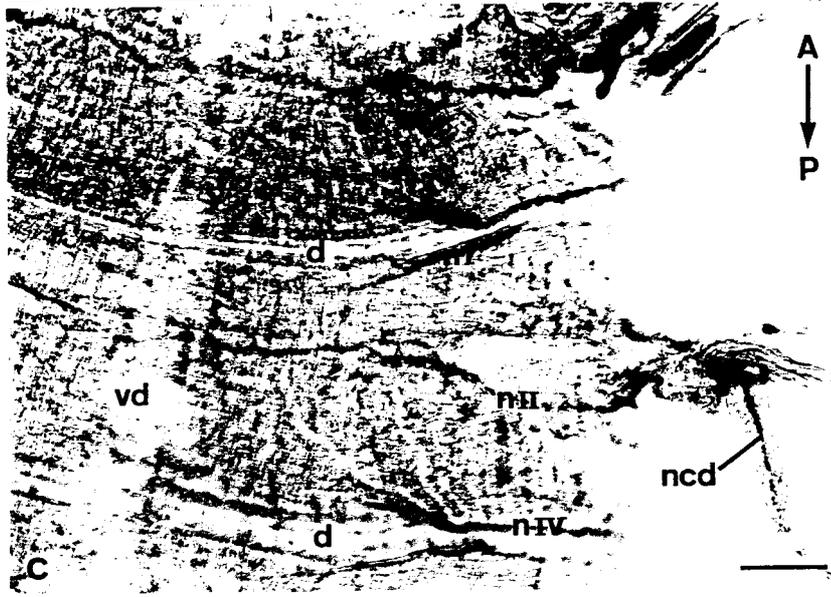
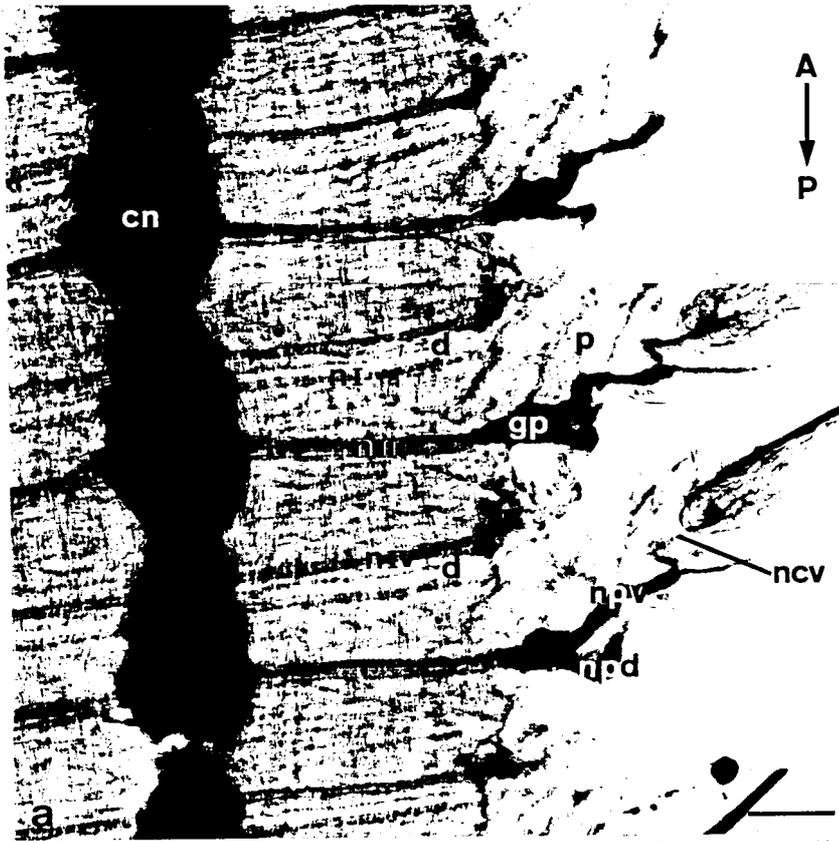


PLANCHE VI

REGENERATION CAUDALE EN ABSENCE DE
CHAINE NERVEUSE

Etude morphologique.

a - Face ventrale d'un régénérat de 15 jours chez *N. diversicolor*.

Noter l'absence d'ébauches parapodiales sur les segments néoformés et de cirres anaux sur le pygidium régénéré (py).

cnd : chaîne nerveuse déviée ; d : dissépiment.

b, c, d, e et f - Régénérats âgés d'un à dix mois.

Noter l'absence dans ces régénérats, dont la forme est cylindrique, de parapodes, de cirres anaux et de vaisseau sanguin longitudinal ventral.

b - Face ventrale d'un régénérat de 30 jours chez *N. diversicolor*.

a : anus ; cnd : chaîne nerveuse déviée ; py : pygidium ; va : vaisseau sanguin périanal ; vt : vaisseau sanguin transversal.

c - Vue latérale d'un régénérat de 2 mois chez *N. pelagica* (Microscopie électronique à balayage).

Remarquer l'aspect uniforme des secteurs dorsal et ventral.

a : anus ; py : pygidium ; rte : replis tégumentaires longitudinaux.

d - face dorsale d'un régénérat de 30 jours chez *N. pelagica*.

d : dissépiment ; pic : pigments clairs.

e - Face ventrale d'un régénérat de *N. pelagica* âgé de 3 mois présentant une paire de parapodes (*) à sa base.

Noter la présence de pigments clairs (→) sur la face ventrale des premiers segments régénérés.

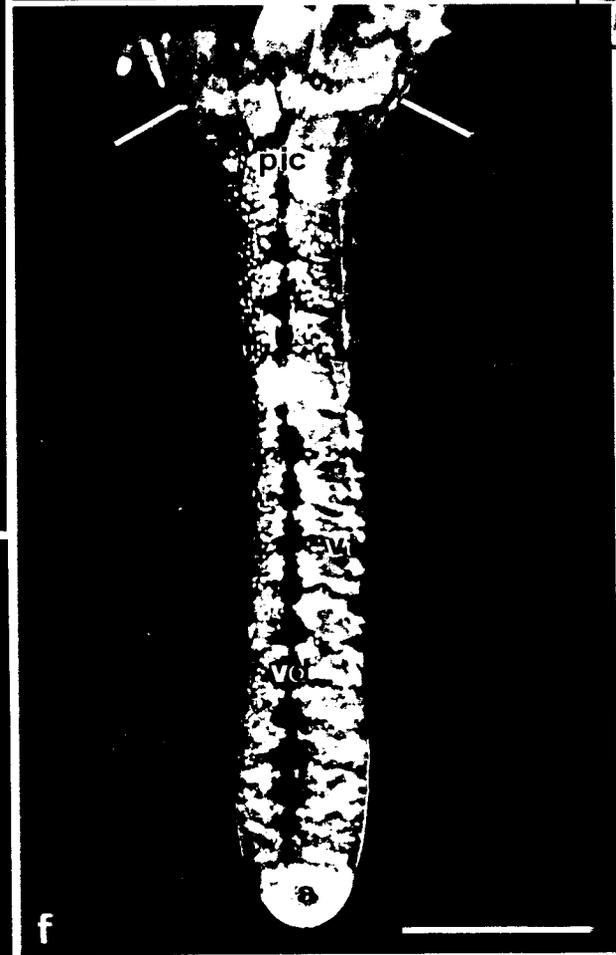
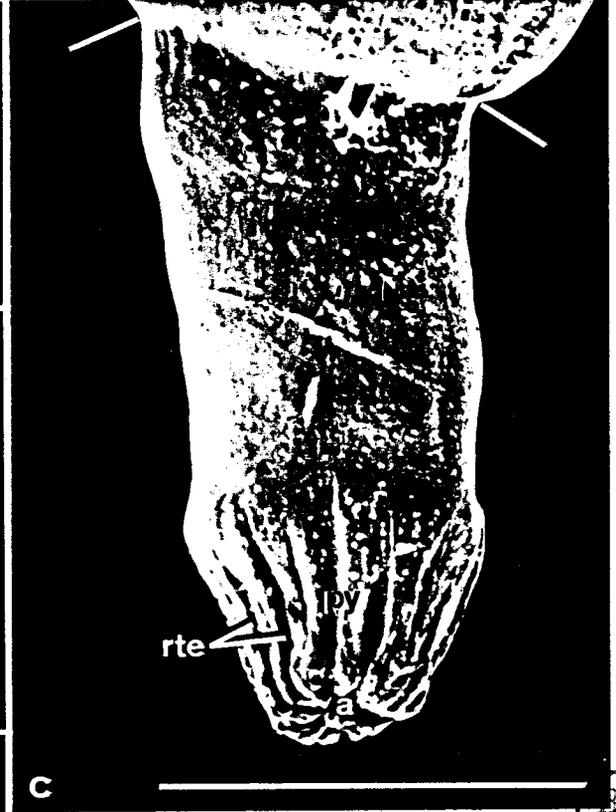
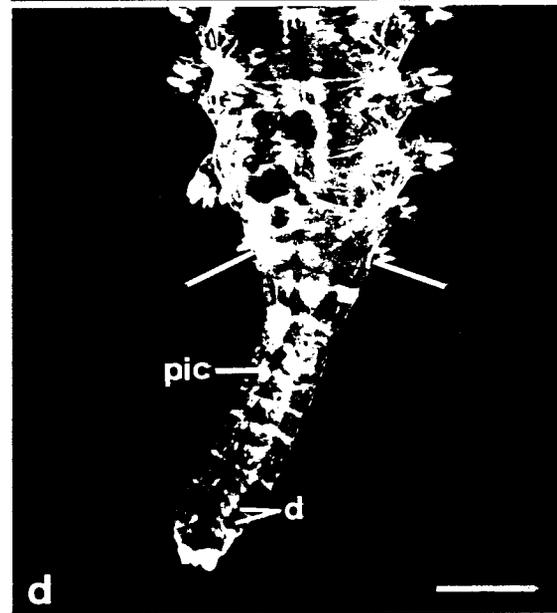
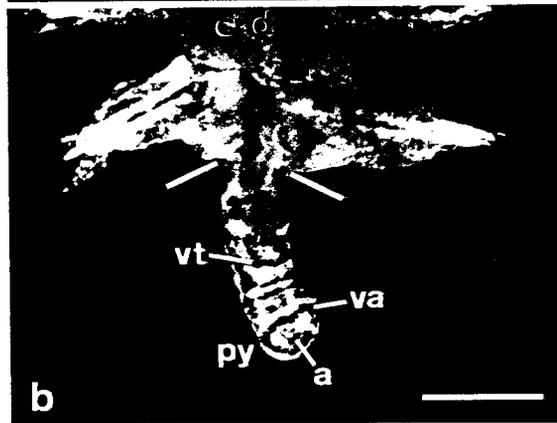
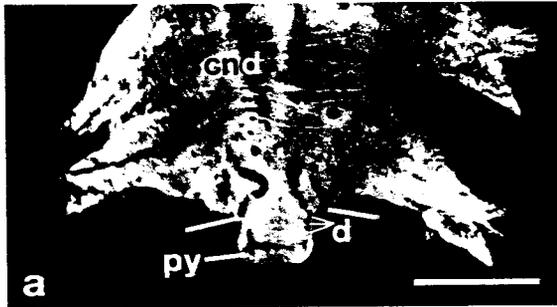
vt : vaisseau sanguin transversal.

f - Face dorsale d'un régénérat âgé de 10 mois chez *N. pelagica*.

a : anus ; pic : pigments clairs ; vd : vaisseau sanguin longitudinal dorsal ; vt : vaisseau sanguin transversal.

Les traits obliques indiquent le niveau d'amputation.

Barres d'échelle : 500 µm.



BU
LLE

PLANCHE VII

REGENERATION CAUDALE EN ABSENCE DE CHAINE
NERVEUSE : CAS DES REGENERATS PRESENTANT QUELQUES
PARAPODES

Etude morphologique.

a - Vue de profil d'un régénérat de 2 mois 1/2 ayant différencié un parapode incomplet (p) situé médio-ventralement sur le premier segment néoformé d'une *N. diversicolor*.

Le cirre parapodial dorsal (→) est dirigé vers l'apex du régénérat.

b - Vue ventrale d'un régénérat de 3 mois portant une paire de parapodes juxtaposés médio-ventralement sur le premier segment différencié d'une *N. pelagica* (Microscopie électronique à balayage).

cd : cirre parapodial dorsal ; cv : cirre parapodial ventral.

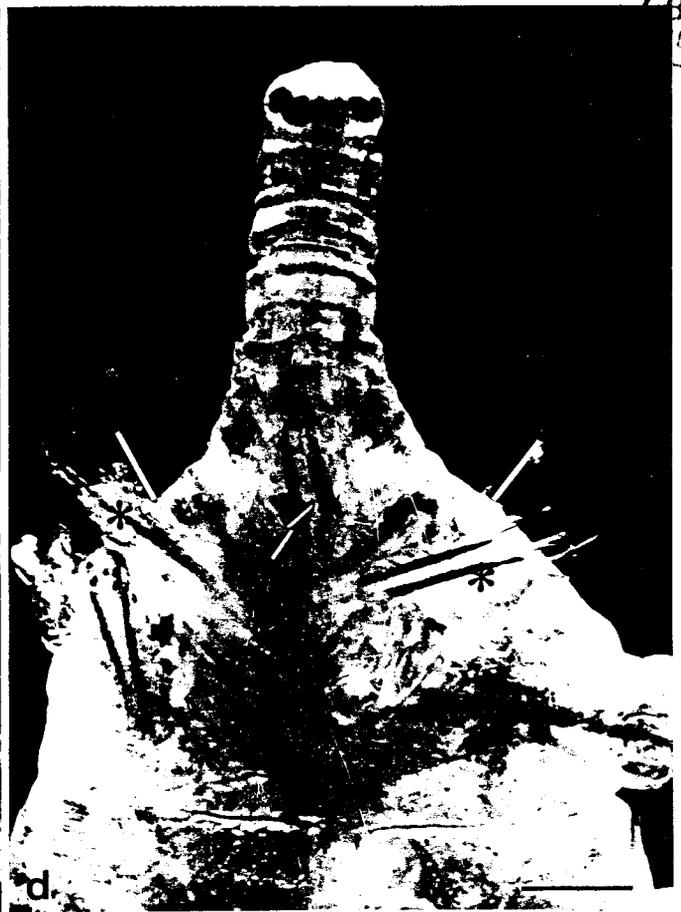
c - Présence d'une paire de parapodes ventro-latéraux (*) néoformés à la limite souche-régénérat chez une *N. diversicolor* amputée postérieurement depuis 2 mois (vue ventrale).

cd : cirre parapodial dorsal.

d - Vue ventrale, 2 mois après amputation postérieure, d'une *N. pelagica* présentant une paire de parapodes ventro-latéraux néoformés (*) à la limite souche-régénérat et une paire de parapodes différenciés médio-ventralement (→) sur le premier segment du régénérat.

Les traits obliques indiquent le niveau d'amputation.

Barres d'échelle : 250 µm.



BU
LLE

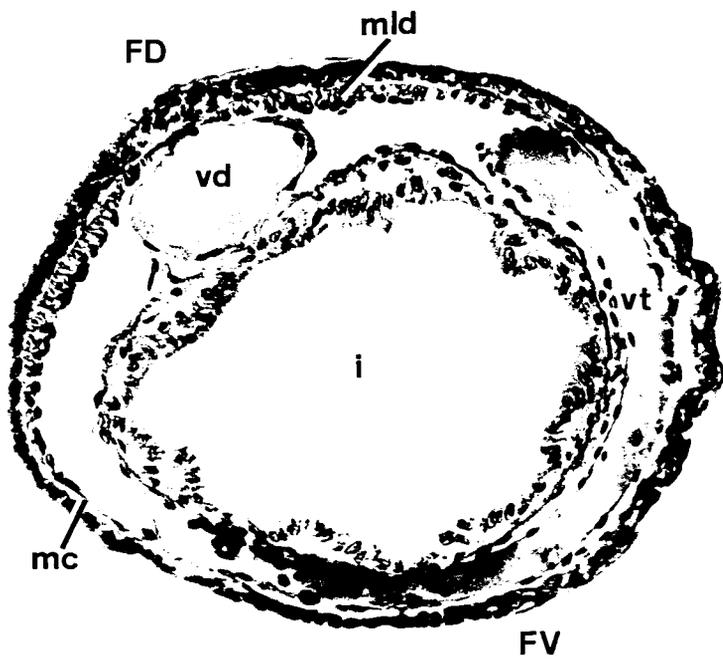
PLANCHE VIII

REGENERATION CAUDALE EN ABSENCE DE CHAINE NERVEUSE

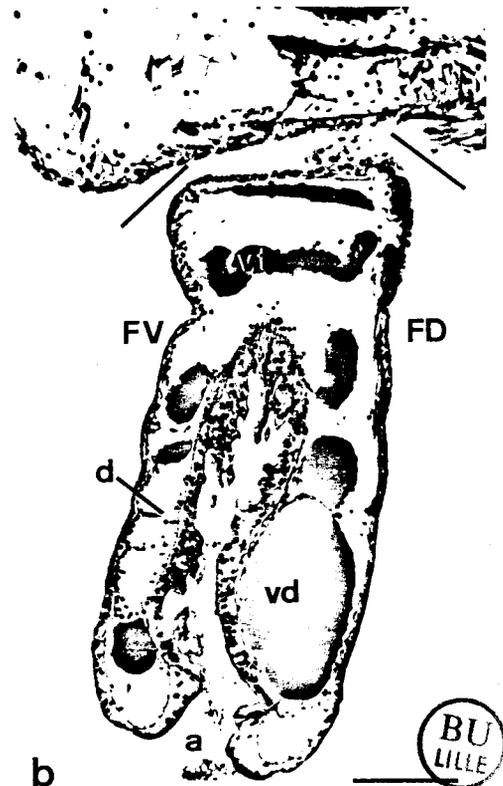
Etude histologique.

- a - Coupe transversale, passant au niveau d'un vaisseau sanguin transversal (vt), de la région moyenne d'un régénérat de *N. pelagica* âgé d'1 mois.
FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; i : intestin ; mc : musculature circulaire ; mld : muscle longitudinal dorsal ; vd : vaisseau sanguin dorsal.
- b - Coupe sagittale d'un régénérat de 20 jours chez *N. diversicolor* (les traits obliques indiquent le niveau d'amputation).
a : anus ; d : dissépiment ; FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; vd : vaisseau sanguin longitudinal dorsal ; vt : vaisseau sanguin transversal.
- c - Coupe transversale de la région moyenne d'un régénérat de 5 mois chez *N. pelagica*.
Le mésentère ventral, le vaisseau sanguin longitudinal ventral et la musculature longitudinale ventrale sont absents du régénérat.
FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; i : intestin ; mc : musculature circulaire ; mld : muscle longitudinal dorsal ; vd : vaisseau sanguin longitudinal dorsal.
- d - Détail de la zone dorso-latérale du régénérat de la figure c : Coupe transversale passant au niveau des organes cilio-phagocytaires(→).
mc : musculature circulaire ; mld : muscle longitudinal dorsal.
- e - Détail de la zone ventrale de l'extrémité postérieure du régénérat de la figure 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) en avant du pygidium (py) et l'absence d'activation au niveau de l'épiderme ventral (e).
c : coelome ; ei : épithélium intestinal ; FV : face ventrale ; so : somatopleure ; va : vaisseau sanguin anal.

Barres d'échelle : 100 µm.



a



b



c



d



e

PLANCHE IX

REGENERATION CAUDALE EN ABSENCE DE
CHAINE NERVEUSE

Innervation du régénérat (fig. a, b, c, e et f) et d'un segment souche (fig. d).

- a, b, c et d : mise en évidence chez *N. pelagica* par détection de l'activité cholinestérasique (technique de KOELLE et FRIEDENWALD modifiée).
 - e et f : Triple coloration de Prenant chez *N. diversicolor*.
- a - Coupe frontale légèrement ventrale passant par le secteur ventral du pygidium d'un régénérat de 3 mois.
Noter l'absence de cordons nerveux longitudinaux dans le pygidium (py).
d : dissépiment ; i : intestin.
- b - Coupe frontale ventrale d'un régénérat de 3 mois (les traits obliques indiquent le niveau d'amputation).
Remarquer l'innervation située immédiatement en avant et en arrière (→) des dissépiments.
- c - Coupe frontale d'un régénérat de 3 mois.
Noter l'innervation périintestinale au niveau de chaque dissépiment (→).
- d - Coupe frontale ventrale montrant la présence de cordons nerveux régénérés (→) dans la paroi ventrale des segments souches "dénervés" depuis 3 mois, segments à partir desquels un régénérat muni de quelques parapodes s'est développé.
- e - Coupe frontale d'un régénérat de 20 jours présentant une paire de parapodes (p). Les traits obliques indiquent le niveau d'amputation.
Noter la présence d'un cordon nerveux régénéré (cor) à partir du nerf pédieux (np) du dernier segment de la souche.
- f - Coupe sagittale de la région apicale d'un régénérat de 10 jours différenciant un cirre anal (ca).
Noter la présence, sous l'épiderme ventral (e), d'un cordon nerveux (cor) innervant le cirre anal néoformé.
dpy : dissépiment pygidial ; FV : face ventrale.

Barres d'échelle : 100 µm.



a



b

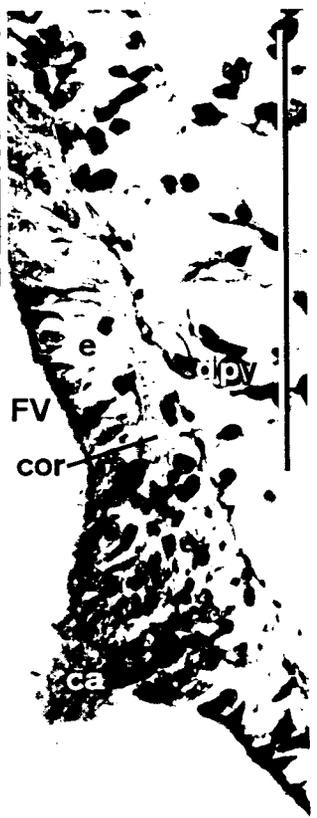
BU
LILLE



c



d



e



f

PLANCHE X

REGENERATION CAUDALE EN ABSENCE
DE CHAINE NERVEUSE

Etude ultrastructurale des parois de corps dorsale (fig. a et b) et ventrale (fig. c) d'un régénérat de 2 mois chez N. pelagica (coupes transversales).

a - Paroi de corps dorsale (X 9200).

Elle comprend l'épiderme (e) limité par un cuticule externe (cu), la musculature circulaire (mc) et la musculature longitudinale (ml) ; une lame basale (lb) limite chacun de ces tissus. Remarquer la présence de granules pigmentaires (→) et de fibres nerveuses (*) dans l'épiderme.

b - Partie médiane de la paroi de corps dorsale (X 6200).

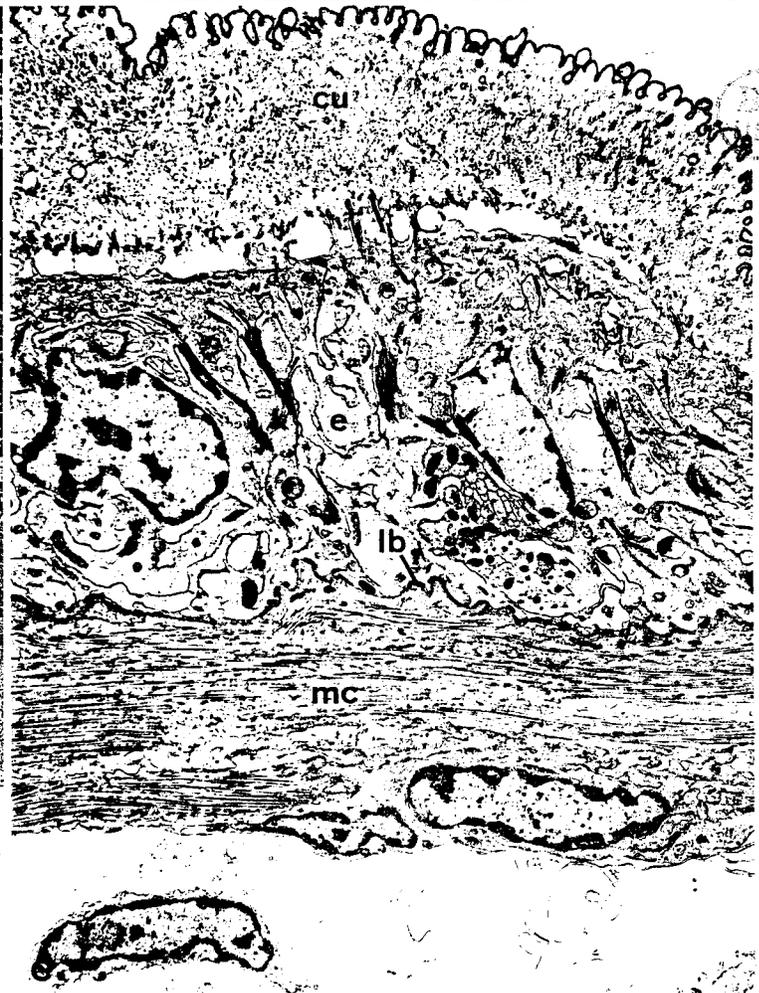
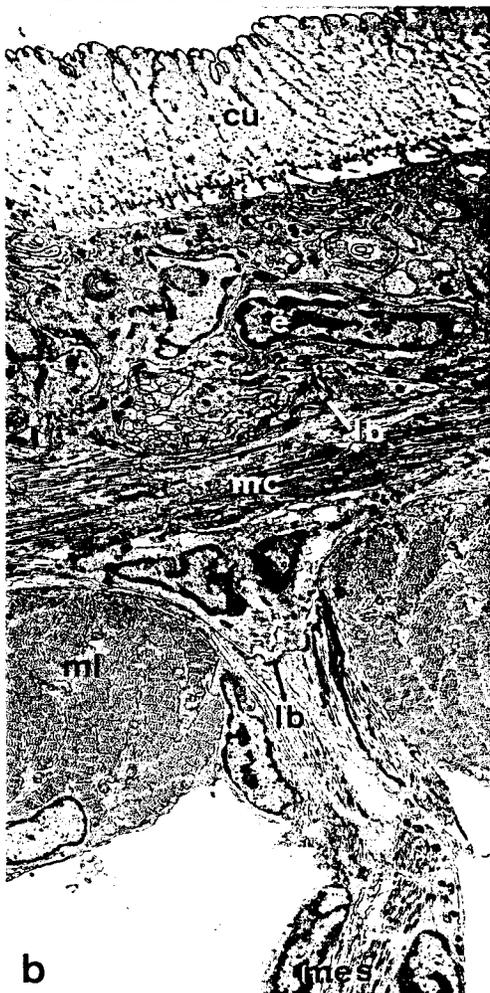
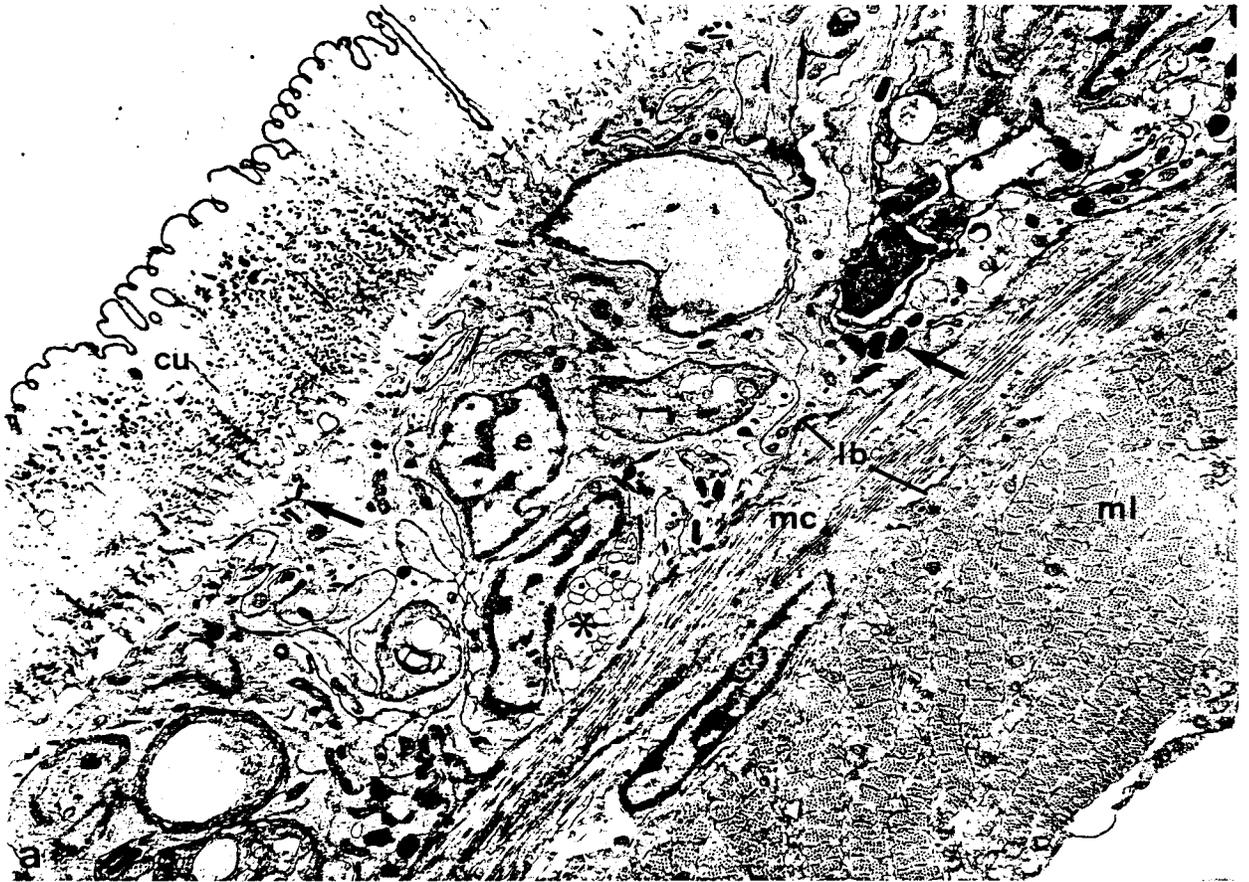
Le mésentère (mes) dorsal sépare la musculature longitudinale (ml) en 2 faisceaux.

cu : cuticule ; e : épiderme ; lb : lame basale ; mc : musculature circulaire.

c - Paroi de corps ventrale (X 8200).

Elle est composée de l'épiderme (e) et de la musculature circulaire (mc) ; la musculature longitudinale étant absente.

cu : cuticule ; lb : lame basale.



FORMATIONS NATURELLES SEGMENTEES DEPOURVUES
DE PARAPODES LATERAUX ET DE CIRRES ANAUX

Etude morphologique.

- a - Queue aneurogénique dans la partie postérieure d'une *N. pelagica* (vue ventrale).

Les traits obliques indiquent la limite entre les segments normaux sétigères et ceux dépourvus de parapodes.

La segmentation est soulignée par les vaisseaux sanguins transversaux (vt). Noter l'absence du vaisseau sanguin longitudinal ventral, des parapodes et des cirres anaux.

cn : chaîne nerveuse ; p : parapode ; py : pygidium ; vv : vaisseau sanguin longitudinal ventral.

- b - Queue partiellement innervée dans la partie postérieure d'une *N. pelagica* (vue ventrale).

Les traits obliques indiquent la limite entre les segments normaux sétigères et ceux de la formation caudale incomplète.

Remarquer la présence de 2 parapodes ventraux (→) à la base de cette formation dont les segments sont séparés par un dissépiment (d) visible par transparence.

- c - Face dorsale de l'extrémité postérieure d'une formation caudale aneurogénique chez *N. pelagica*.

pic : pigments clairs ; vd : vaisseau sanguin dorsal.

- d - Formation dorsale surnuméraire aneurogénique (→) vue de profil chez une *P. cultrifera* (pièce fixée).

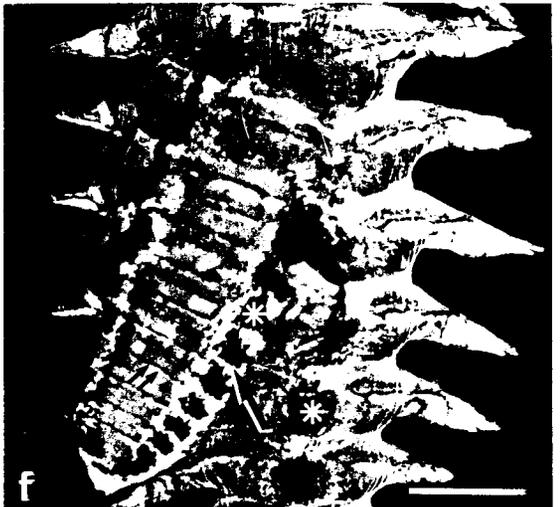
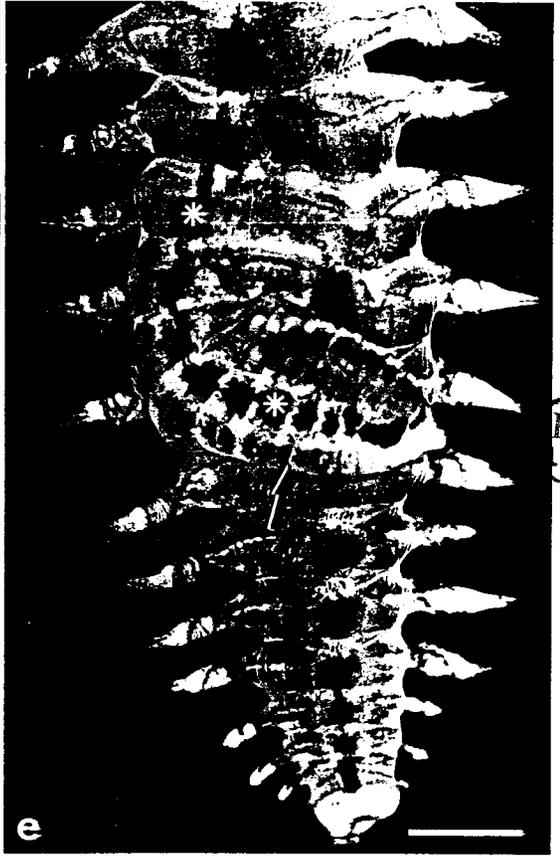
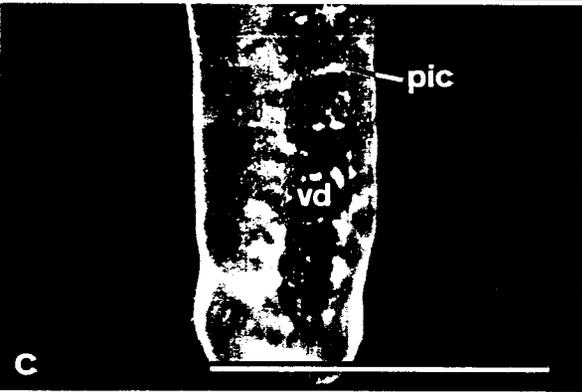
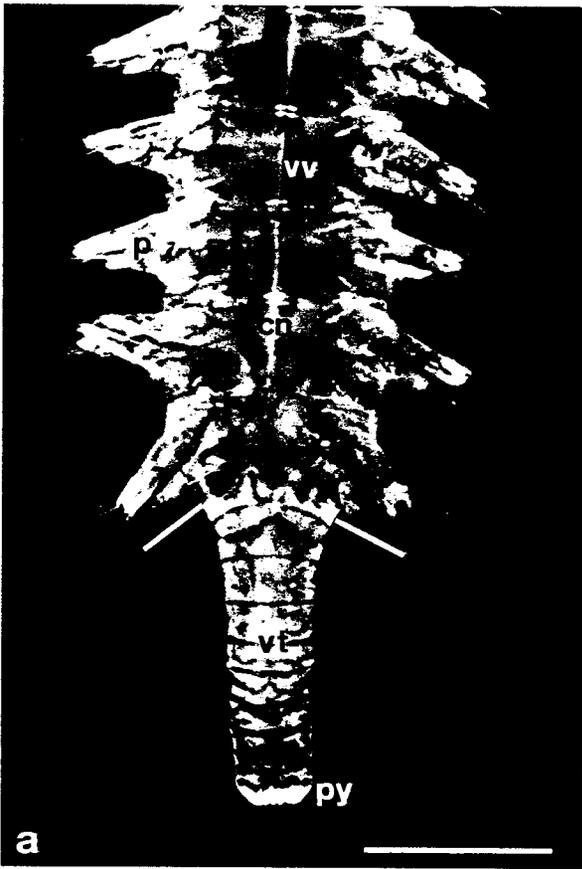
Les 10 segments de cette formation, qui ne présente ni parapodes ni cirres anaux, sont limités les uns des autres par un repli cuticulaire (rc).

FD : face dorsale de l'animal ; FV : face ventrale de l'animal. py : pygidium ; vl : vaisseau sanguin longitudinal.

- e et f - Face dorsale (fig. e) et face ventrale (fig. f) d'une formation dorsale surnuméraire aneurogénique (→) chez *P. cultrifera*.

Remarquer le prolongement du vaisseau sanguin dorsal de la souche dans chacune des faces (*). Noter la présence de pigments clairs (‡) sur toute la périphérie de la formation surnuméraire et l'absence de parapodes et de cirres anaux.

Barres d'échelle : 1 mm.



BU
LILLE

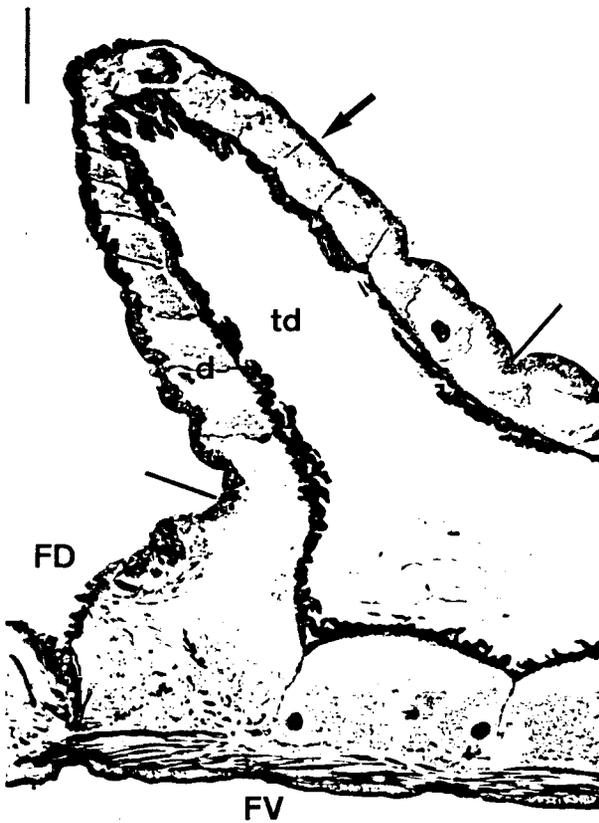
PLANCHE XII

FORMATIONS NATURELLES SEGMENTEES DEPOURVUES
DE PARAPODES ET DE CIRRES ANAUX

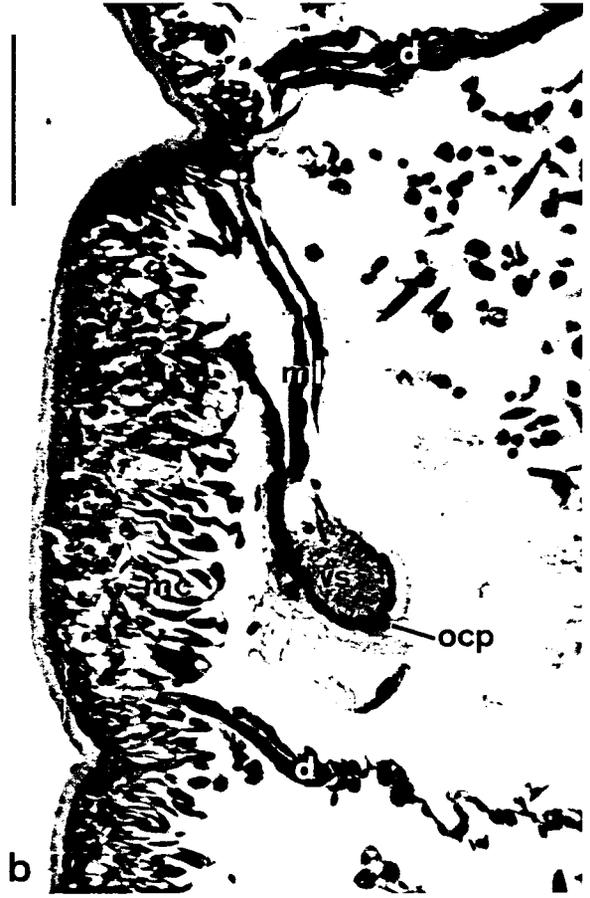
Etude histologique.

- a - Vue d'ensemble en coupe sagittale d'une formation dorsale surnuméraire (→) de *P. cultrifera* montrant la relation entre son tube digestif (td) et celui de la souche.
Les traits obliques indiquent la limite entre les segments normaux et la formation dorsale.
Chaque segment est limité par un dissépiment (d).
FD : face dorsale de l'animal ; FV : face ventrale de l'animal.
- b - Détail (coupe frontale) de la formation dorsale présentée dans la figure a.
d : dissépiment ; mc : musculature circulaire ; ml : musculature longitudinale ; ocp : organe cilio-phagocytaire ; vs : vaisseau sanguin.
- c - Formation dorso-latérale surnuméraire (→) chez *N. diversicolor* (coupe transversale de l'animal).
Remarquer dans cette formation la présence du tube digestif (td) terminé par l'anus (a).
FD : face dorsale de l'animal ; vd : vaisseau sanguin dorsal.
- d - Coupe transversale d'une formation dorsale surnuméraire chez *P. cultrifera* :
Détail de la région située entre les 2 vaisseaux sanguins longitudinaux.
Remarquer la présence d'un organe cilio-phagocytaire (ocp) entre les extrémités de 2 des 4 faisceaux musculaires longitudinaux (ml).
e : épiderme ; mc : musculature circulaire.

Barres d'échelle : a, 500 μm ; b, c et d : 100 μm .



a



b



c



d

PLANCHE XIII

COMPORTEMENT MORPHOGENETIQUE DES SECTEURS
VENTRAL ET DORSAL DU REGENERAT ANEUROGENIQUE CHEZ *N. PELAGICA*

a, b, c, d, e et f - Inductions parapodiales (►) par greffe de secteur ventral (fig. a, b et c) ou dorsal (fig. d, e et f) de régénérat dans une paroi de corps ventrale (vues ventrales).

cn : chaîne nerveuse ; cd : cirre parapodial dorsal ; cv : cirre parapodial ventral.

a - Néof ormation de 2 parapodes incomplets soudés par leur rame dorsale (observation 3 mois après la greffe).

b - Néof ormation dans 4 segments successifs de 4 paires de parapodes complets disposés de part et d'autre du greffon (○) [Observation 4 mois après la greffe].

c - Néof ormation dans un même segment de 2 paires de parapodes complets, juxtaposés par leur face dorsale (observation 4 mois après la greffe).

d - Néof ormation dans un segment d'une paire de parapodes incomplets soudés par leur rame dorsale et d'une paire de parapodes complets disposés de part et d'autre du greffon (○) dans le segment suivant (observation 6 mois après la greffe).

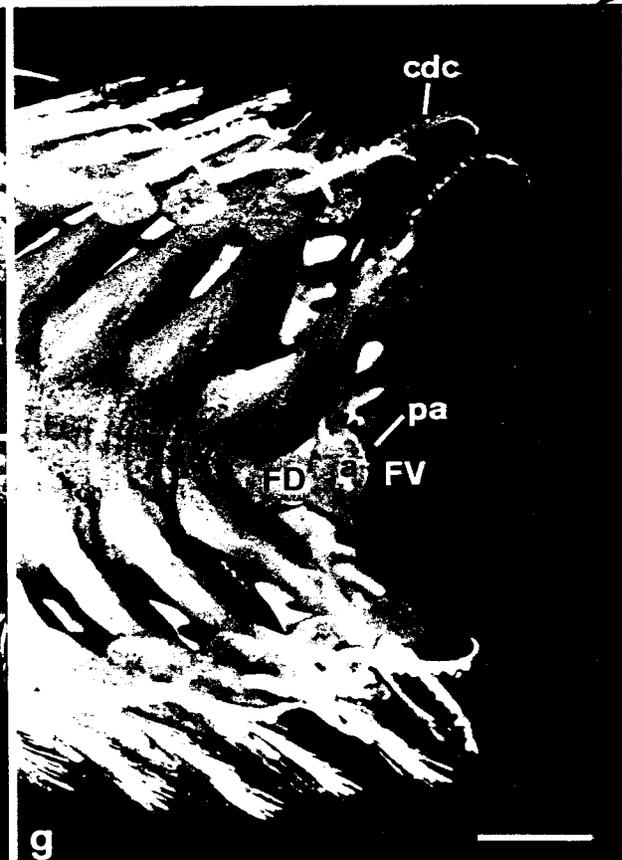
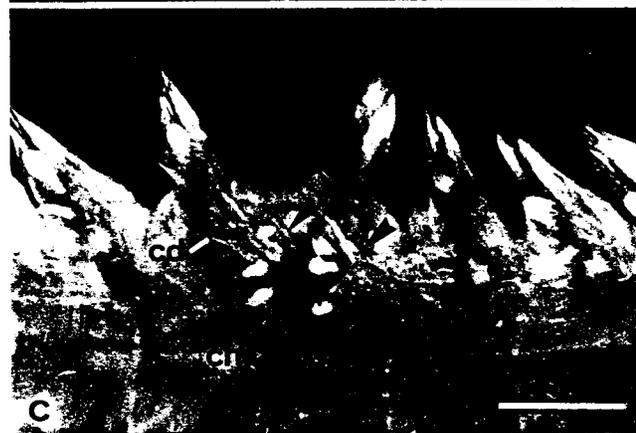
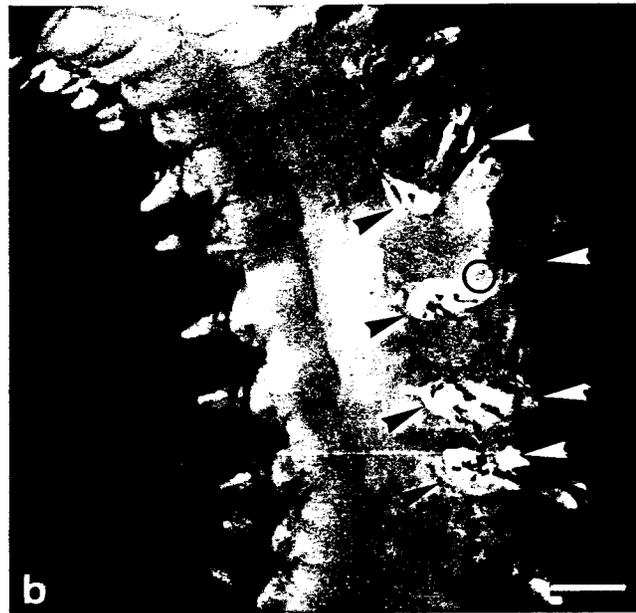
e et f - Vues d'ensemble (fig. e) et de détail (fig. f), 6 mois après la greffe, des 2 paires néof ormées de parapodes complets disposés de part et d'autre du greffon (○) [Microscopie électronique à balayage].

Les cirres dorsaux des parapodes surnuméraires font face au greffon.

g - Présence d'un anneau complet de papilles anales (pa) sur le régénérat de 5 mois d'un animal épitoque (vue dorsale - pièce fixée).

a : anus ; cdc : cirre dorsal crénelé ; FD : face dorsale du régénérat ;
FV : face ventrale du régénérat.

Barres d'échelle : 500 µm.



U
LE

PLANCHE XIV

REGENERATION CAUDALE EN PRESENCE D'UNE CHAINE
NERVEUSE SUPPLEMENTAIRE GREFFEE DORSALEMENT CHEZ *N. PELAGICA*

Etude morphologique des cas où le greffon (G) est constitué par la chaîne nerveuse contenue dans un fragment de paroi ventrale de corps.

Chaque régénérat présente dorsalement un territoire surnuméraire (ts) de nature ventrale contenant une chaîne nerveuse axiale et limité par 2 rangées de parapodes surnuméraires.

a et b - Faces dorsale (fig. a) et ventrale (fig. b) d'un régénérat âgé de 3 mois.
Le territoire surnuméraire occupe toute la longueur du régénérat.

c - Face dorsale d'un régénérat âgé de 3 mois.
Le territoire surnuméraire occupe les 13 premiers segments du régénérat.

d - Face dorsale d'un régénérat âgé de 6 mois.
Le territoire surnuméraire occupe toute la longueur du régénérat.
Remarquer la présence de 2 cirres anaux supplémentaires (cas) en position dorsale dans le prolongement de la chaîne nerveuse dorsale.

e - Face dorsale d'un régénérat âgé de 5 mois.
Le territoire surnuméraire occupe les 2 premiers segments du régénérat.

Les traits obliques indiquent le niveau d'amputation.

Barres d'échelle : 1 mm.

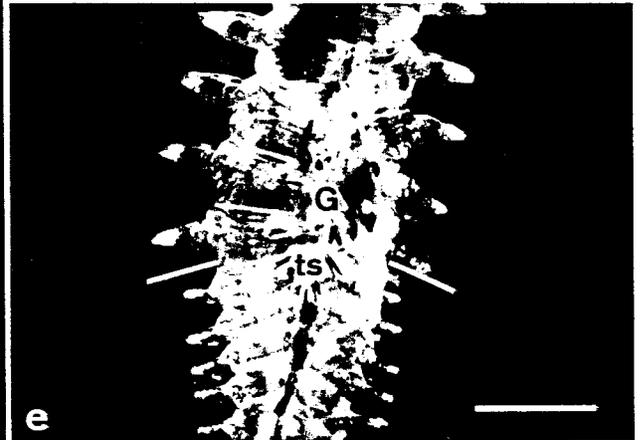
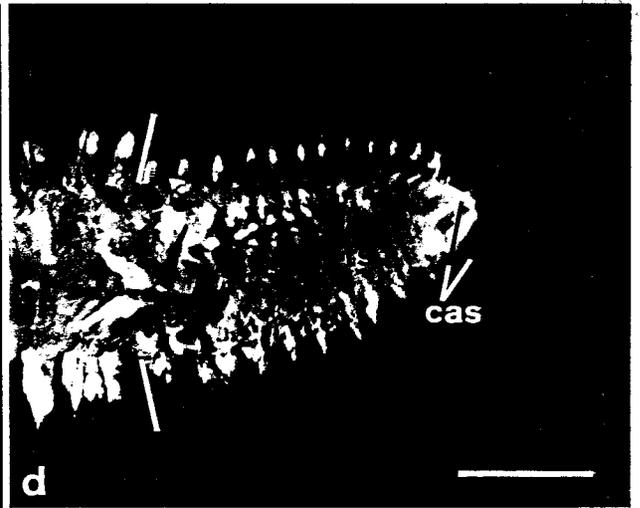
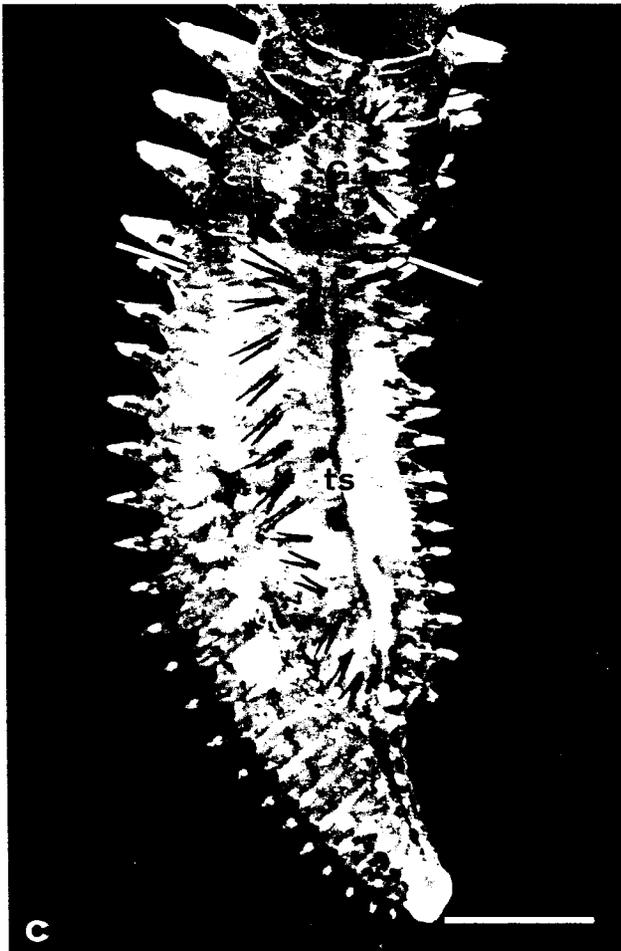
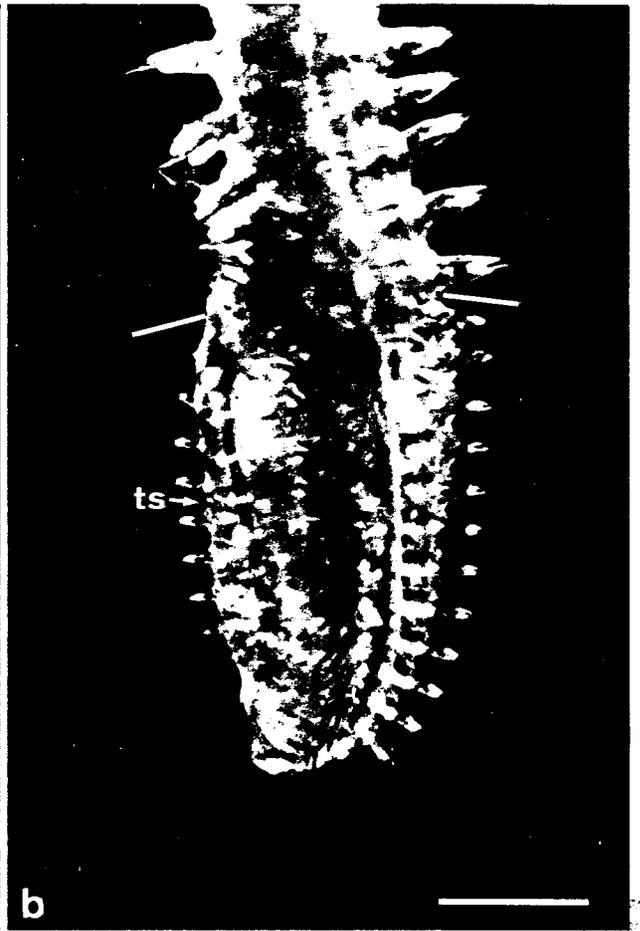
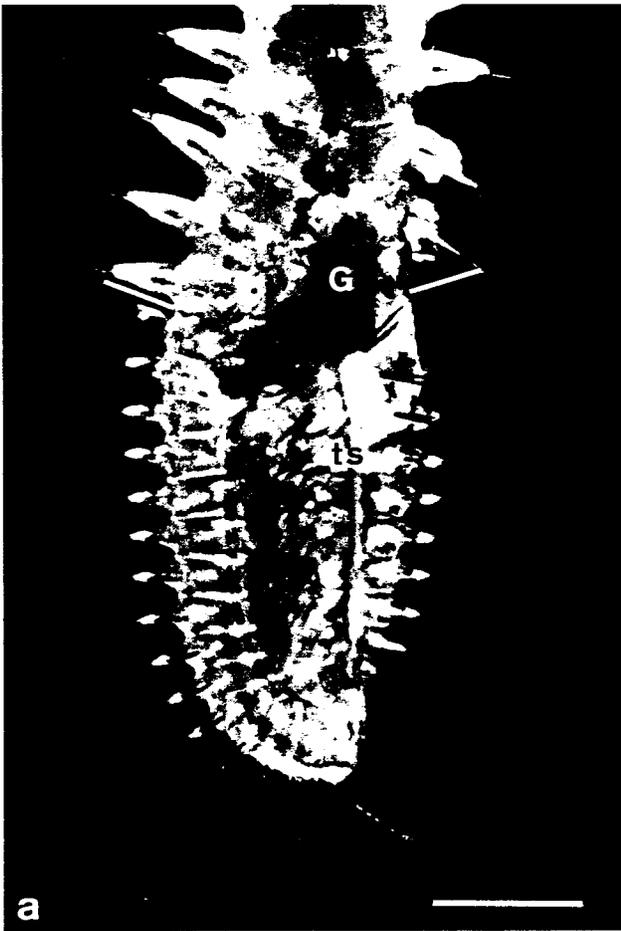


PLANCHE XV

REGENERATION CAUDALE EN PRESENCE D'UNE CHAINE
NERVEUSE SUPPLEMENTAIRE GREFFEE DORSALEMENT CHEZ *N. PELAGICA*

Etude histologique (coupes transversales).

- a, b et c - Cas où le greffon est constitué par la chaîne nerveuse accompagnée de l'épiderme sous-jacent.
- a - Coupe, 5 mois après l'amputation, au niveau du premier segment d'un régénérat présentant, latéro-dorsalement, 2 parapodes surnuméraires (*).
FD : face dorsale ; FL : face latérale ; i : intestin.
- b - Vue de détail de la figure a.
Observer les ganglions nerveux régénérés (gn).
- c - Région dorsale d'un régénérat âgé de 7 mois présentant dans chaque segment 2 parapodes surnuméraires situés de part et d'autre de l'axe médian.
Observer le cordon (co) et le ganglion (gn) nerveux, la musculature longitudinale (ml) et les acicules (ac) des parapodes surnuméraires régénérés.
FD : face dorsale.
- d et e - Cas où le greffon est constitué par la chaîne nerveuse contenue dans un fragment de paroi de corps ventrale.
- d - Vue d'ensemble d'un régénérat âgé de 4 mois 1/2.
Noter la présence de structures ventrales supplémentaires [une chaîne nerveuse (cn), un vaisseau sanguin longitudinal (vl), 2 faisceaux musculaires longitudinaux de type ventral (mlv) et 2 néphridies segmentaires (nep)] et de 2 parapodes supplémentaires (ps) par segment.
FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; i : intestin ; mld : muscle longitudinal de type dorsal.
- e - Vue de détail de la région dorsale du régénérat de la figure d : Coupe passant au niveau des néphridies (nep).
cn : chaîne nerveuse ; FD : face dorsale ; mlv : musculature longitudinale de type ventral ; vl : vaisseau sanguin longitudinal.

Barres d'échelle : a, b, c et e, 100 μ m ; d, 500 μ m.

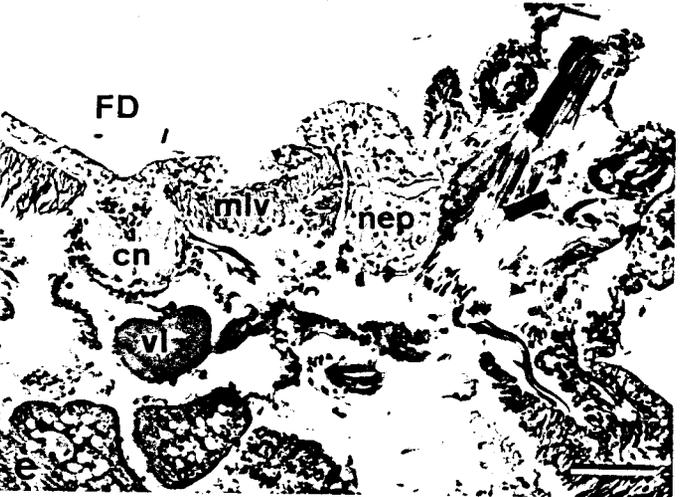
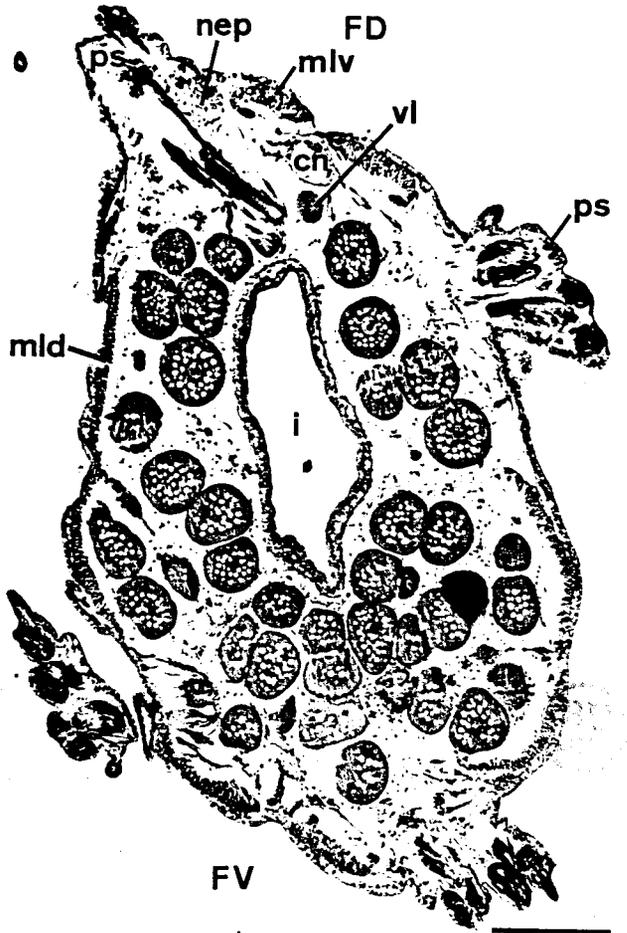
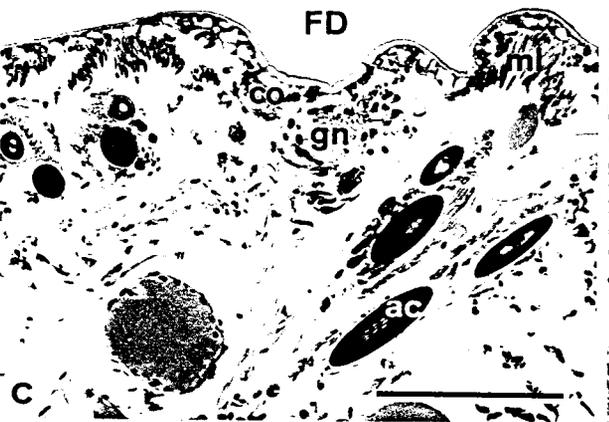


PLANCHE XVI

REGENERATION CAUDALE EN PRESENCE D'UN FRAGMENT DE
PAROI VENTRALE DE CORPS GREFFE EN POSITION DORSALE CHEZ *N. PELAGICA*

Etude morphologique (vues dorsales).

a et b - Régénérat d'1 mois 1/2 (fig. a) et de 3 mois 1/2 (fig. b) présentant un secteur dorsal incomplet.

Noter l'absence du vaisseau sanguin longitudinal et des pigments clairs dorsaux tout le long du régénérat.

G : greffon ; vt : vaisseau sanguin transversal.

c - Régénérat de 3 mois 1/2 présentant un secteur dorsal incomplet (sdi) dans sa partie proximale et un secteur dorsal normal (sdn) dans sa partie distale.

G : greffon ; pic : pigments clairs ; vd : vaisseau sanguin longitudinal dorsal.

d - Régénérat de 3 mois 1/2 présentant un secteur dorsal atypique pourvu de 2 rangées de parapodes surnuméraires (*) latéro-dorsaux.

Remarquer la présence d'un fragment de chaîne nerveuse (→) dans le greffon (G).

e - Régénérat de 3 mois 1/2 comprenant 23 segments présentant tous un territoire supplémentaire de type ventral limité latéralement par 2 rangées de parapodes (*) et terminé postérieurement par 2 cirres anaux.

Remarquer la présence d'un cordon nerveux (►) blanchâtre dans le greffon (G).

cn : chaîne nerveuse ; vl : vaisseau sanguin longitudinal.

Les traits obliques indiquent le niveau d'amputation.

Barres d'échelle : 1 mm.

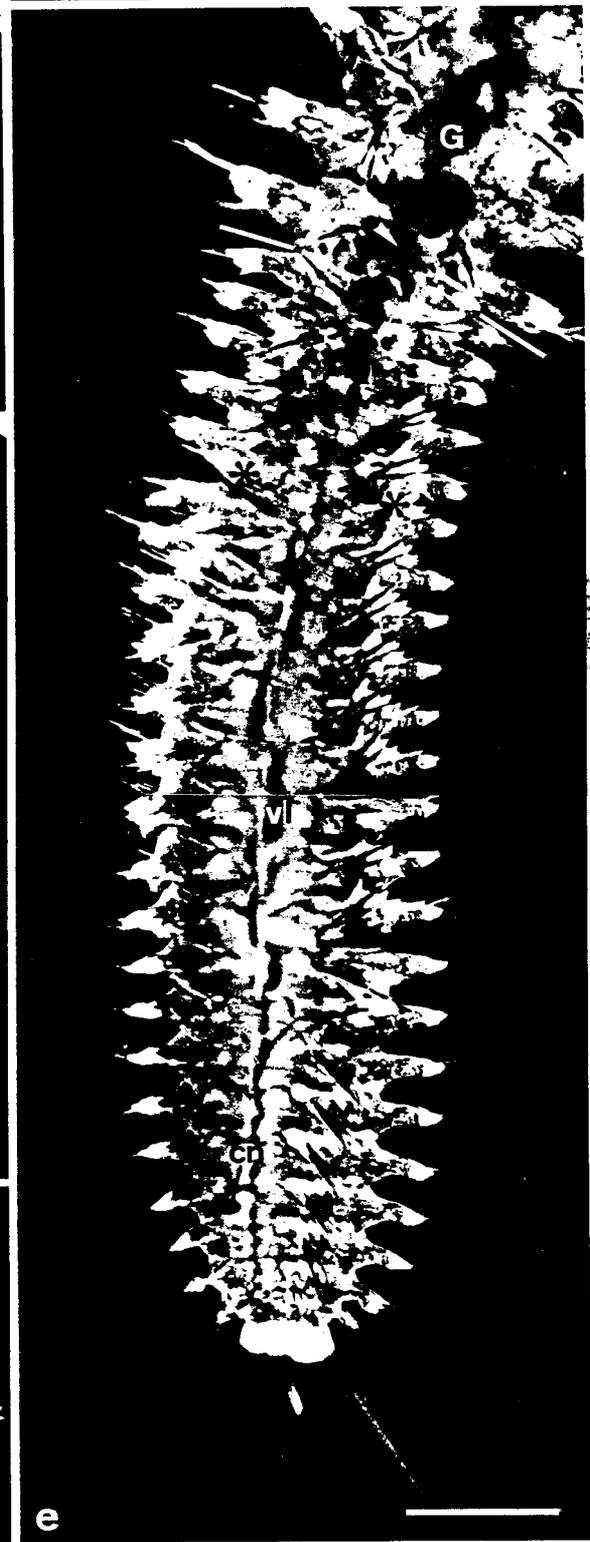
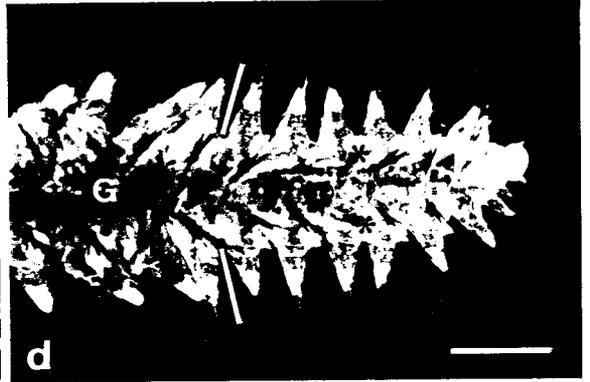
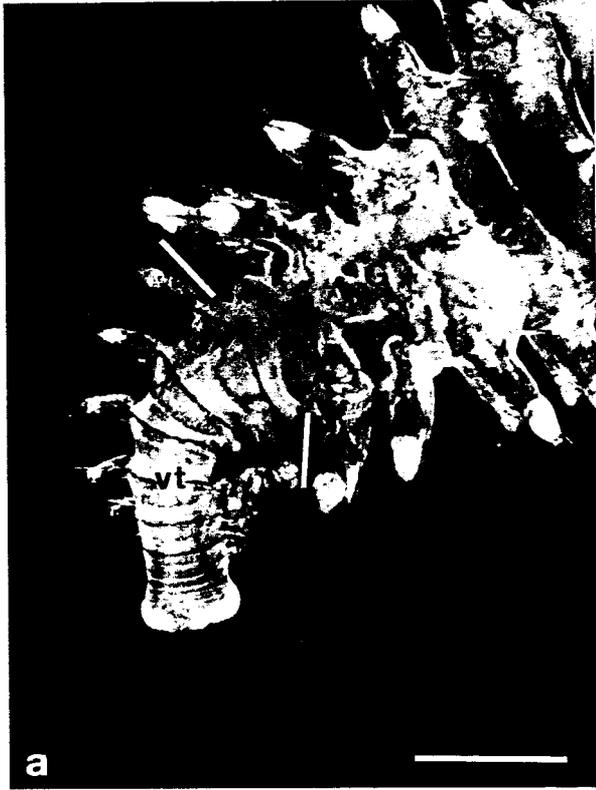


PLANCHE XVII

REGENERATION CAUDALE APRES GREFFE DE PAROI DE CORPS
EN POSITION HETEROTOPIQUE CHEZ *N. PELAGICA*

Etude histologique (coupes transversales).

- a, b et c - Régénération en présence d'un fragment de paroi de corps ventrale greffé en position dorsale.
- a - Paroi de corps dorsale d'un régénérat de 3 mois 1/2 à secteur dorsal incomplet.
e : épiderme ; FD : face dorsale ; mc : musculature circulaire.
- b - Paroi de corps dorsale d'un régénérat de 3 mois 1/2 présentant un secteur dorsal atypique muni de 2 rangées de parapodes surnuméraires.
Noter la présence d'un cordon nerveux (co) médian et d'une musculature longitudinale de type ventral (mlv).
- c - Coupe du même régénérat que celui de la figure b passant par les néphridies (nep) du secteur dorsal atypique.
FD : face dorsale ; gn : ganglion nerveux ; mlv : musculature longitudinale de type ventral.
- d et e - Régénération en présence d'un fragment de paroi de corps dorsale greffé en position ventrale.
- d - Régénérat aneurogénique de 5 mois présentant 1 seul vaisseau sanguin longitudinal situé dorsalement (vd) et 1 seul organe cilio-phagocytaire (►) s'étendant sur la moitié ventrale du régénérat.
FD : face dorsale ; FV : face ventrale ; mld : musculature longitudinale dorsale ; vt : vaisseau sanguin transversal.
- e - Régénérat aneurogénique de 2 mois 1/2 présentant 2 vaisseaux sanguins longitudinaux (vl), 4 faisceaux musculaires longitudinaux (ml) et 4 organes cilio-phagocytaires (►).
FD : face dorsale ; FV : face ventrale.

Barres d'échelle : 100 µm.

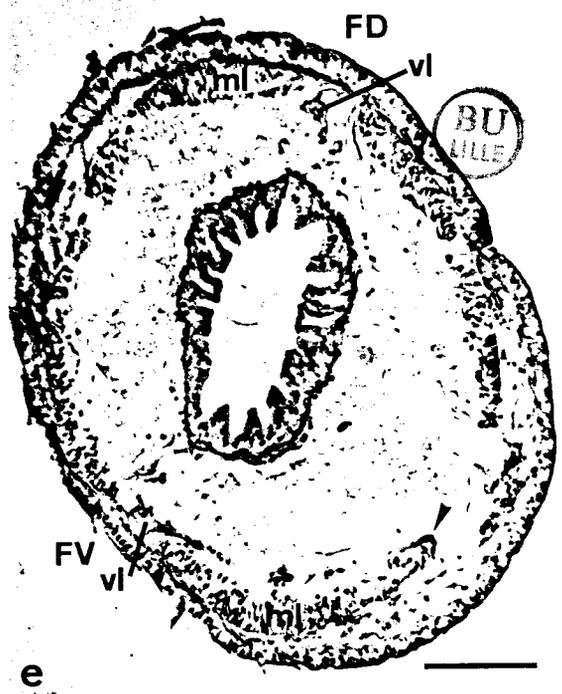
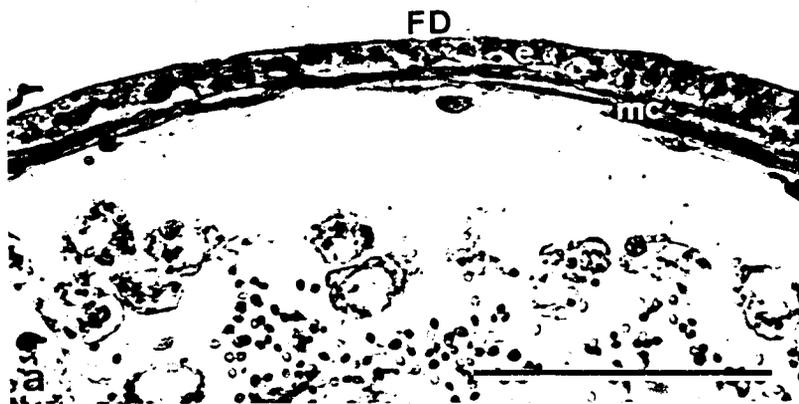


PLANCHE XVIII

REGENERATION CAUDALE APRES ABLATION OU GREFFE
EN POSITION VENTRALE DE PAROI DE CORPS DORSALE
CHEZ *N. PELAGICA*

Etude morphologique.

a et b - Régénération après ablation d'un fragment de paroi de corps dorsale :
Vues dorsales de régénérats de 3 mois présentant un secteur dorsal incomplet ne contenant pas de vaisseau sanguin longitudinal.
Zop : zone opérée.

c, d, e et f - Régénération après greffe (G) de paroi de corps dorsale en position ventrale (vues ventrales).

c et d - Régénérats de 17 jours (fig. c) et de 30 jours (fig. d).

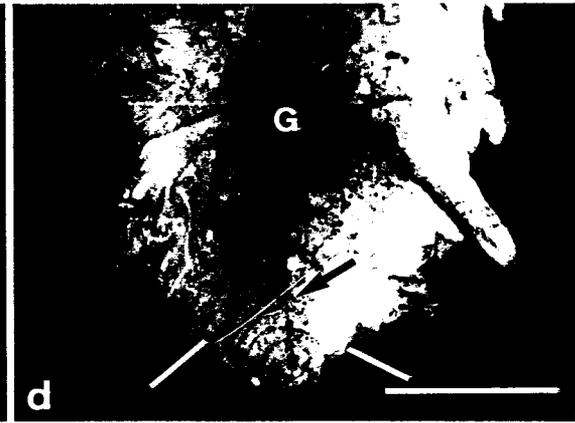
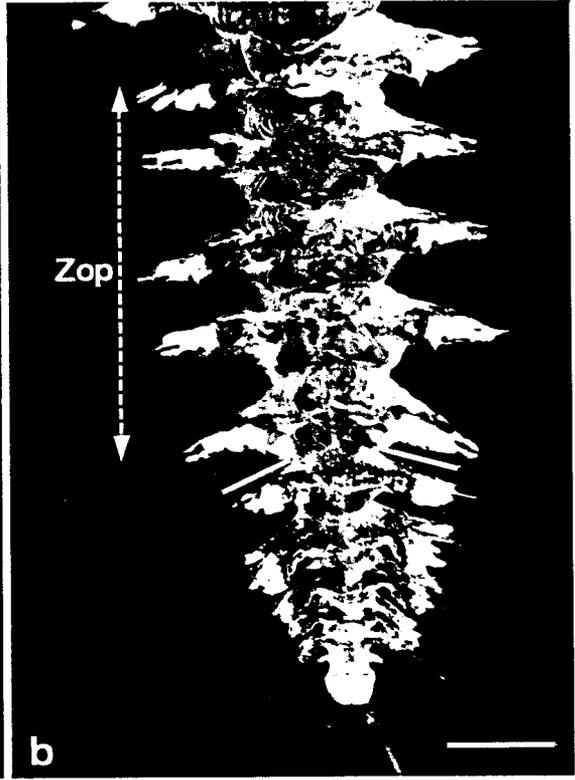
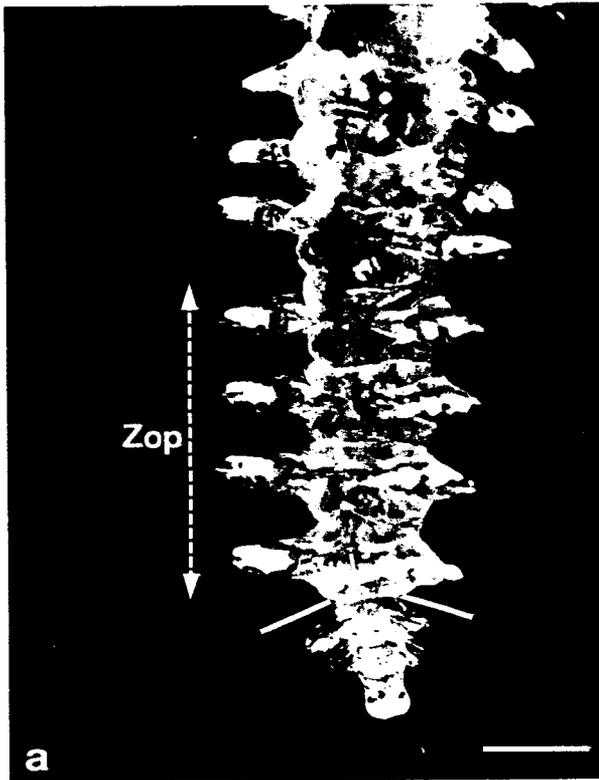
Observer, dans la paroi de corps ventrale des régénérats, la présence de pigments sombres (→) provenant de la paroi de corps dorsale greffée.

e et f - Régénérats de type aneurogénique âgés de 3 mois 1/2 et présentant 2 vaisseaux sanguins longitudinaux (vl).

Remarquer les pigments clairs (○) le long des 2 vaisseaux sanguins longitudinaux.

Les traits obliques indiquent le niveau d'amputation.

Barres d'échelle : 1 mm.



BU
ILLE



PLANCHE XIX

CAS NATURELS DE DEDOUBLEMENT DE LA CHAÎNE NERVEUSE
CHEZ *NEREIS*

Etude morphologique.

a et b - Face ventrale d'une *N. pelagica* possédant 2 chaînes nerveuses dans les 19 derniers segments : parties proximale (fig. a) et distale (fig. b) de la zone anormale.

Remarquer la bifurcation de la chaîne nerveuse (fig. a, →), les 4 parapodes par segment, les 4 cirres anaux et la présence de pigments clairs de type dorsal (fig. b, ○) entre les parapodes surnuméraires.

c et d - *N. pelagica* renfermant 2 chaînes nerveuses dans les 6 derniers segments : l'une en position normale sur la face ventrale (fig. c, →), l'autre en position dorso-latérale droite (fig. d, →).

Noter la présence de 4 parapodes par segment et de 5 cirres anaux dans la zone anormale.

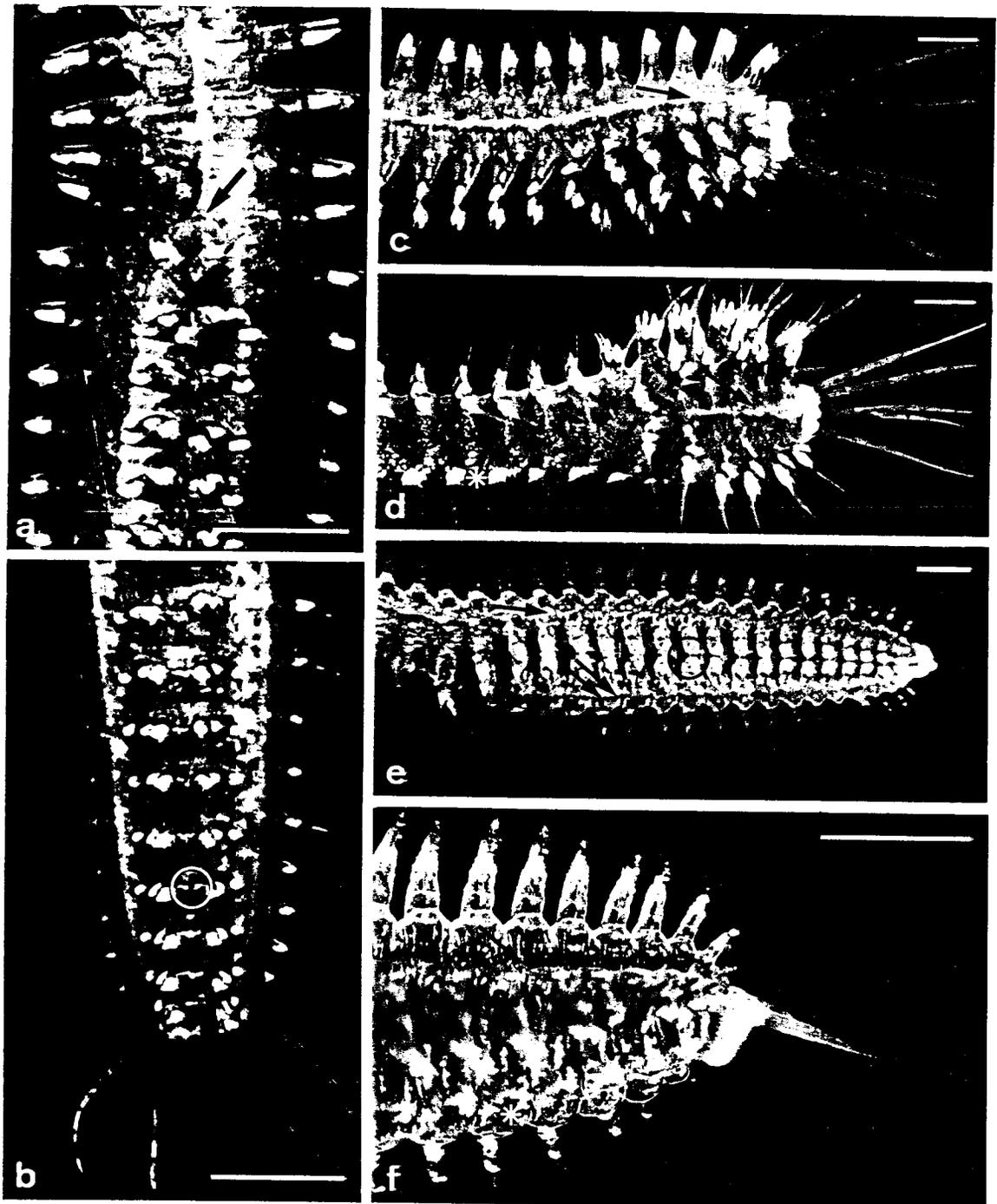
Le vaisseau sanguin dorsal est indiqué par une astérisque.

e et f - Vue d'ensemble (fig. e) de la zone anormale et vue de détail (fig. f) de l'extrémité caudale de cette zone chez une *P. cultrifera* possédant 2 chaînes nerveuses dans les 18 derniers segments : l'une en position normale sur la face ventrale (fig. e et f, →), l'autre en position dorso-latérale droite (fig. e, ↗).

Remarquer la présence d'un territoire de type dorsal entre les parapodes droits normaux et les parapodes surnuméraires les plus ventraux (fig. e, ○) et celle de 5 cirres anaux (fig. f).

Le vaisseau sanguin dorsal est indiqué par une astérisque.

Barres d'échelle : 1 mm.



BIBLIOTHEQUE
SECTION DE
SCIENCES
LILLE

RESUME DE LA THESE

L'Annélide Polychète *Nereis*, après amputation ou autotomie de segments, ne peut régénérer que les métamères postérieurs. Chez cette Annélide, une étude expérimentale (ablation, greffe de chaîne nerveuse ou de paroi de corps) a permis de démontrer le contrôle par la chaîne nerveuse de la polarité dorso-ventrale des régénérats.

Lors de la régénération caudale normale, la polarité dorso-ventrale se rétablit naturellement.

Chez les Annélides étudiées jusqu'à présent, *Nereis* est la seule pouvant régénérer postérieurement en absence de chaîne nerveuse. Le régénérat obtenu est toujours segmenté mais avec une morphogenèse parapodiale absente (régénérat aneurogénique) ou réduite (régénérat partiellement innervé). Son organisation transversale ne présente pas de polarité dorso-ventrale : l'ensemble des résultats démontre la nature uniformément dorsale des deux secteurs opposés (dorsal et ventral) du régénérat.

En présence d'une chaîne nerveuse greffée dorsalement, un territoire supplémentaire de type ventral peut apparaître dans le secteur dorsal du régénérat.

Ainsi, tout territoire régénéré en présence de la chaîne nerveuse acquiert une qualité ventrale ; les territoires soustraits ou éloignés de son influence acquièrent la qualité dorsale.

Enfin, la synthèse des RNA semble représenter un bon critère de la différenciation des régénérats :

— Au cours de la régénération caudale établie en présence ou en absence de chaîne nerveuse, l'évolution de l'incorporation d'uridine-³H dans les régénérats se caractérise par deux phases qui correspondent aux deux morphogenèses successives de la régénération caudale (formation du pygidium et métamérisation).

— Le contrôle de la chaîne nerveuse sur la synthèse des RNA s'exerce préférentiellement au niveau du secteur ventral du régénérat normal.

Mots-clés : Régénération, chaîne nerveuse, polarité, Annélides.

