

PHÉNOMÈNES DE RÉGÉNÉRATION CHEZ LES CTÉNAIRES

par

I.V. Pylilo

Laboratoire d'Embryologie (prof. B.P. Tokine), Université de Leningrad.

Résumé

Les phénomènes de régénération des Cténaires de la Mer de Barents ont été observés, à la fois chez les adultes (*Beroe cucumis* Fabr., *Bolinopsis infundibulum* O. Müller, *Mertensia ovum* Fabr.) et chez les larves (*Beroe cucumis*, *Bolinopsis infundibulum*). Ces trois espèces régénèrent avec succès les parties amputées des côtes de palettes natatoires, des régions du système gastrovasculaire, l'organe aboral, les tentacules (*Mertensia*). La capacité de régénération des larves est également démontrée. On observe des différences dans le caractère et la vitesse des processus de régénération chez les représentants de différents genres.

L'analyse histologique des phénomènes de restauration, à l'endroit même de la côte de palettes natatoires et du canal méridien amputés (*Beroe cucumis*) montre une reconstitution complète de tout le système d'éléments cellulaires. L'auteur décrit une suite déterminée de processus histogénétiques pendant la régénération de ces structures. Il émet l'hypothèse d'une origine ectodermique des cellules sexuelles chez les Cténaires.

Il n'existe que peu de travaux sur les phénomènes de régénération chez les Cténaires. Mortensen (1915), Coonfield (1936, 1937), B.P. Tokine (1962), I.V. Pylilo (1968) et al. ont observé le phénomène chez des formes planctoniques ; Tanaka (1932), Okada (1932), Freeman (1967), chez les Cténaires rampants. Il n'existe qu'un seul exposé sur la régénération des larves (G.P. Korotkova et I.V. Pylilo, 1970). Les processus histogénétiques de la régénération ne sont mentionnés que dans les travaux de Pylilo (1965, 1970) et de Franc (1968), ce qui s'explique par les difficultés de fixation et des préparations histologiques, les tissus des Cténaires contenant plus de 99 p. 100 d'eau.

Nous présentons ici les résultats d'observations *in vivo* de la régénération des différentes parties du corps de *Beroe cucumis* Fabr., *Bolinopsis infundibulum* O. Müller, *Mertensia ovum* Fabr., ainsi que ceux de l'étude histologique de la régénération d'une côte de palettes natatoires et du canal méridien sous-jacent du système gastrovasculaire de *Beroe cucumis*.

Matériel et technique

Le travail a porté sur les Cténaires adultes de la Mer de Barents, *Beroe cucumis* Fabr., *Bolinopsis infundibulum* O. Müller, *Mertensia ovum* Fabr. et sur des larves de *Beroe cucumis* et de *Bolinopsis infun-*

dibulum. Les adultes des espèces utilisées expérimentalement mesuraient de 3 à 5 cm. Ils étaient placés dans des aquariums à eau de mer, maintenue à 8 °C et renouvelée tous les trois jours. Les *Beroe* étaient nourris avec de petits *Bolinopsis*, parfois de *Mertensia* ; pour *Bolinopsis*, on utilisait de petits animaux planctoniques .

A l'aide de ciseaux pointus, des opérations variées ont été faites (Fig.1) : a) excision de la majeure partie (deux tiers de la longueur, environ) d'une des côtes de palettes natatoires (*Beroe*, *Bolinopsis*, *Mertensia*) ; b) excision d'une côte entière de palettes (*Beroe*, *Bolinopsis*, *Mertensia*) ; c) section transversale du Cténaire en deux parties, orale et aborale (*Beroe*) ; d) excision d'une petite aire rectangu-

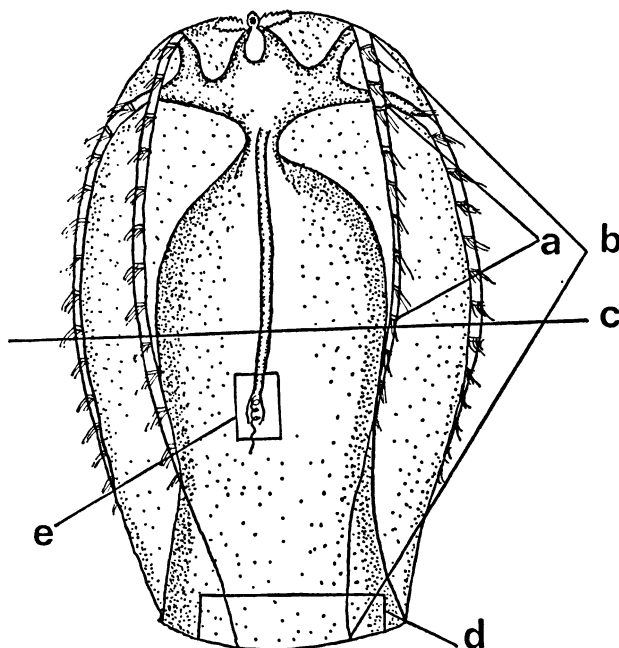


FIG. 1

Schéma résumant les opérations de sections sur des Cténaires adultes

a et b : chez *Beroe*, *Bolinopsis*, *Mertensia* ; c : chez *Beroe* ; d : chez *Beroe*, *Mertensia* ; e : chez *Mertensia* (voir le texte).

laire dans la région orale, comprenant une partie du canal annulaire buccal (*Beroe*, *Mertensia*) ; e) ablation d'un tentacule (*Mertensia*).

Nous avons suivi, sur coupes histologiques, la régénération d'une côte de palettes et du canal méridien ; dans ce cas, le choix s'est porté sur *Beroe*, seul Cténaire qui puisse être fixé, parce qu'il est le plus compact, *Mertensia* et *Bolinopsis* « s'émiettant » dans les fixateurs. Les mélanges fixateurs de Navachine et de Bouin sont utilisés. L'inclusion se fait à l'huile de celloïdine-paraffine. Les coupes sériees, de 4 à 5 μ , sont colorées à l'hématoxyline de Mayer-éosine et suivant la méthode de Dominici et de Mallory.

On élève les larves de *Beroe* et de *Bolinopsis* à partir d'œufs fécondés ou on les prélève directement dans le plancton pendant la

période de reproduction des adultes. Ces larves, extraites de leurs enveloppes peu avant l'éclosion, ou celles qui viennent d'éclore, ont 0,5 mm de long, environ ; les plus âgées atteignent 1 à 1,5 mm. Les opérations sont exécutées à la loupe binoculaire. On excise une ou deux côtes de palettes et on sectionne le corps transversalement et longitudinalement (Fig. 2).

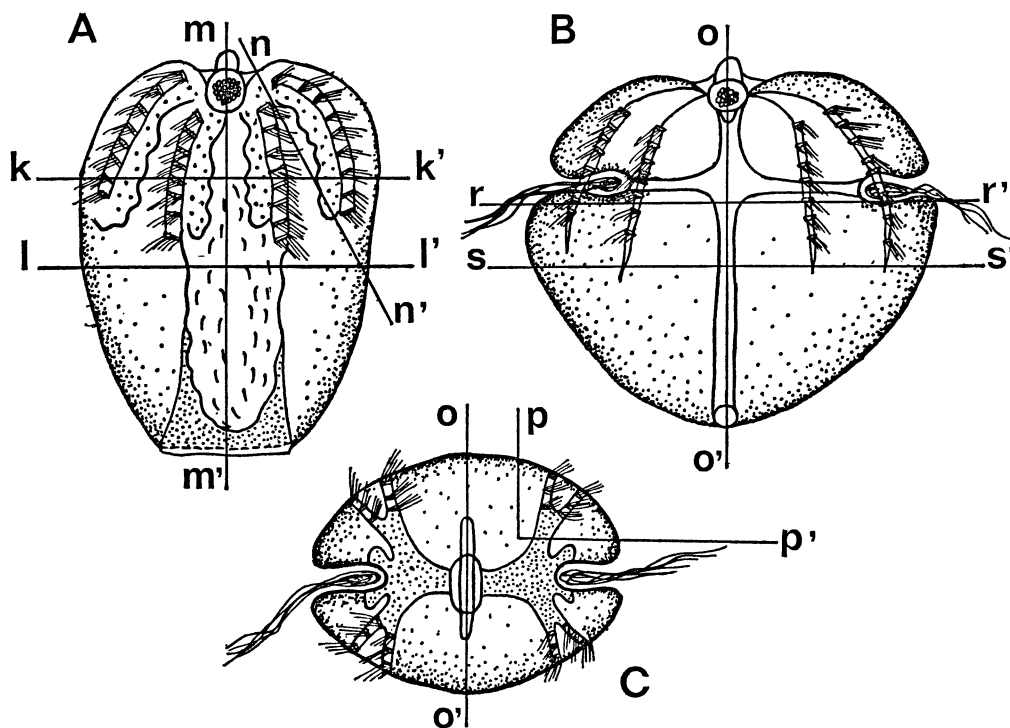


FIG. 2

Schémas résumant les opérations de sections sur des larves de *Beroe cucumis* et *Bolinopsis infundibulum*

A : larve de *Beroe* (plan sagittal), kk', ll', mm', nn' : sections ; B : larve de *Bolinopsis* (plan sagittal) ; C : larve de *Bolinopsis* (coupe frontale), oo', pp', rr', ss' : sections.

RÉSULTATS DES OBSERVATIONS *IN VIVO* DE RÉGÉNÉRATION CHEZ LES CTÉNAIRES ADULTES

Reconstitution d'une côte de palettes natatoires et du canal méridien sous-jacent

On excise les deux tiers environ d'une des côtes de palettes avec le canal méridien sous-jacent et la mésoglée. La blessure n'étant pas profonde, l'épithélium du pharynx est conservé. Le trou dans l'ectoderme disparaît au bout de 24 heures environ et on voit la « couture » formée par les bords rapprochés de la plaie à la place de toute la

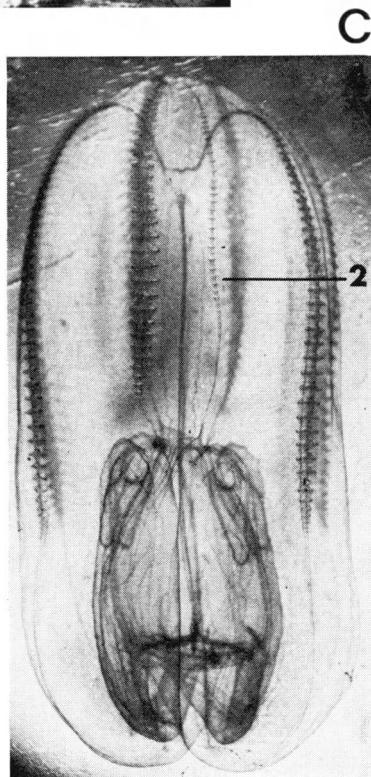
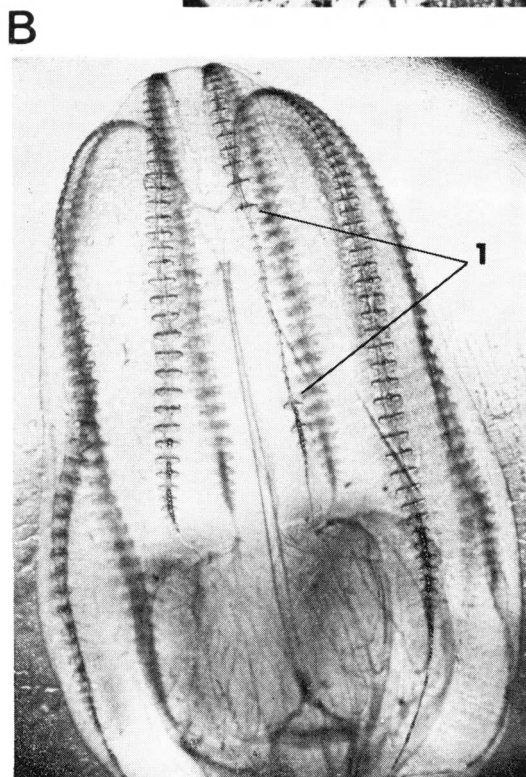
portion amputée de la côte de palettes. Puis, la partie manquante du canal méridien sous-jacent se reformant, le canal tout entier peut être observé au bout de quatre jours chez *Beroe*, même plus tôt encore chez *Mertensia* et chez *Bolinopsis*. Neuf jours après, le canal est entièrement développé et on y observe la circulation de cellules entodermiques de dimensions variées. En même temps apparaissent, chez *Beroe cucumis*, les ramifications latérales du canal méridien en régénération. La restauration des palettes natatoires est en retard de deux jours sur celle du canal méridien.

La reconstitution des mêmes structures se produit d'une manière particulière chez *Bolinopsis*. Les restes du canal méridien et de la côte de palettes opérés se resserrent suivant l'axe oro-aboral, distendant en même temps les zones épithéliales entre les palettes voisines de la plaie, de sorte que cette dernière se rétracte fortement. En même temps, les restes du canal s'étendent et s'amincissent. Le jour suivant, on constate l'épithélisation de la plaie et, dans sa partie centrale, pénètrent de nombreux amas cellulaires, émigrant des tissus internes. Nous observons donc ici des processus rappelant ceux décrits par Coonfield (1937) pour la régénération de *Mnemiopsis leidyi*. Au bout de trois jours, il ne reste presque aucune trace de la lésion du canal méridien. Chez *Bolinopsis*, ce dernier possède ses caractères morphologiques propres : ses parois, sous chaque palette natatoire se recourbent en demi-cercles (Planche I, A). Pendant la restauration de la partie amputée, elles sont d'abord parallèles et prennent ensuite leur configuration normale. Au bout de quatre jours, de petites accumulations basales deviennent visibles : ce sont évidemment des renflements de l'épithélium situé au-dessus de la partie régénérée. Le cinquième jour suivant l'opération, apparaissent des palettes natatoires minuscules (Planche I, B) qui se mettent à grossir. Chez *Bolinopsis* existent, sous l'épithélium entre les palettes, des faisceaux de fibres musculaires (Planche I, A) qui, amputés en même temps que les autres structures, se développent à nouveau peu à peu. On peut les observer six à sept jours après l'opération, bien qu'ils n'atteignent pas leur épaisseur normale. C'est au bout de dix jours que la côte de palettes et le canal méridien ont pris leur aspect habituel.

La reconstitution d'une côte de palettes et du canal méridien amputés en entier (Planche I, C) se poursuit, chez les trois espèces étudiées, dans le même ordre que celle de leurs fragments. La plaie se cicatrise, le canal méridien puis les palettes se reconstituent, ce processus étant cependant un peu plus lent. Chez *Bolinopsis*, la cicatrisation s'opère différemment de celle d'un fragment de côte des palettes. C'est dans le plan méridien que les bords de la plaie se resserrent et non dans la direction de l'axe oral-aboral.

Reconstitution d'un secteur de la bouche de *Beroe* et de *Mertensia*.

Dans la région orale, on extirpe un secteur rectangulaire (0,5 × 1 cm) comprenant une partie du canal annulaire péri-buccal et des extrémités orales de deux canaux méridiens. Ainsi le fragment amputé contient-il les ectodermes externe et interne ainsi que la mésoglée.



I.V. PYLLO

PLANCHE I
Bolinopsis infundibulum

A : zone d'une côte de palettes natatoires (obj. 4 x).

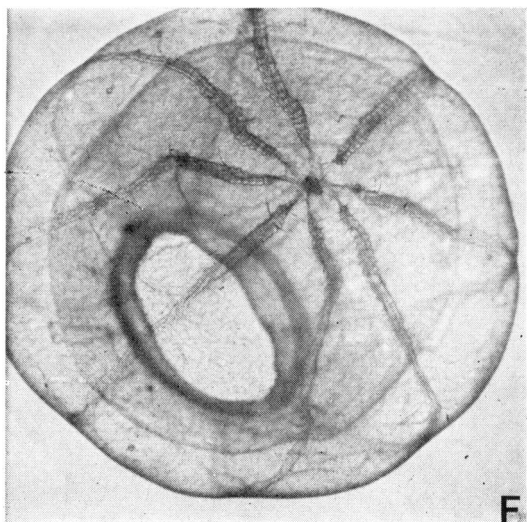
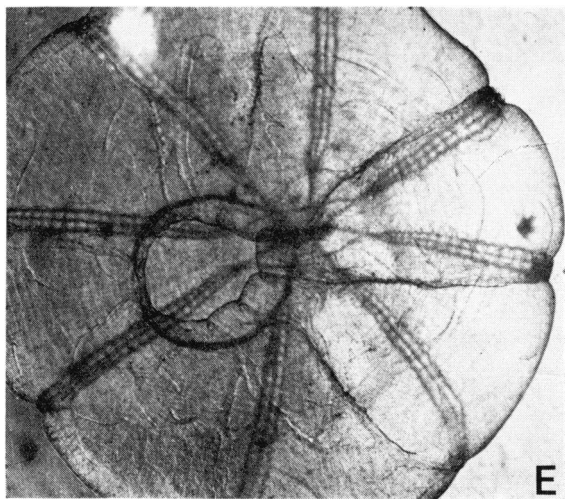
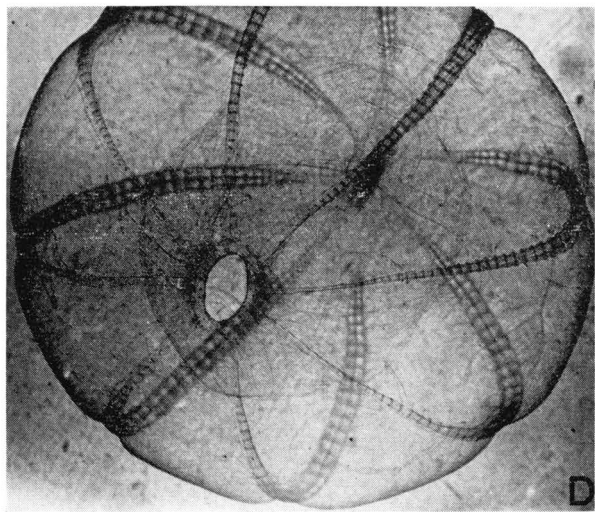
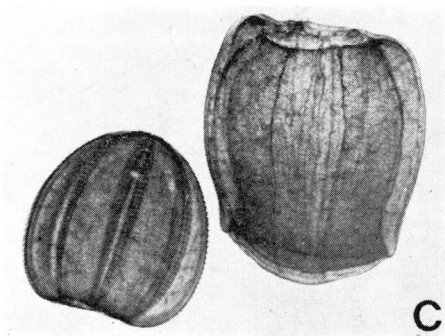
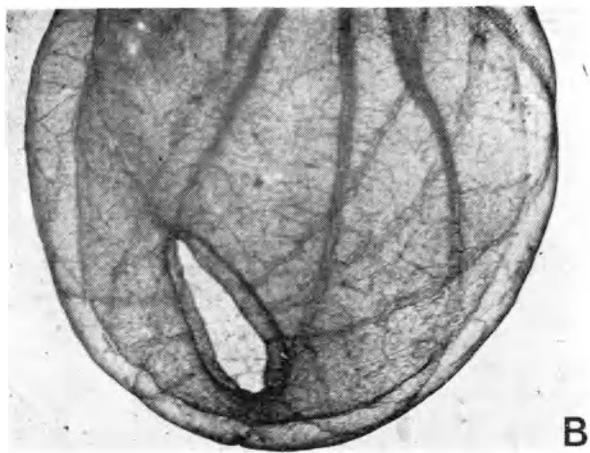
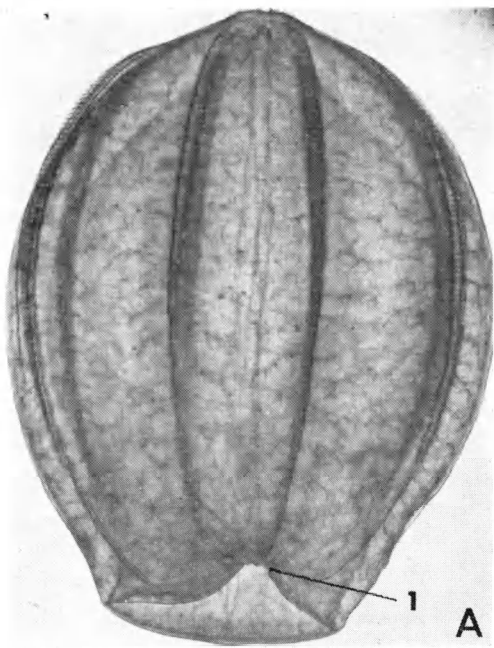
1 : canal méridien ; 2 : faisceaux de fibres musculaires.

B : régénération d'une côte de palettes natatoires cinq jours après ablation d'une partie de la côte.

A ce stade de la régénération, la distance entre les palettes natatoires adjacentes à la partie en régénération des régions orale et aborale est supérieure à la normale.

C : régénération sept jours après l'ablation de toute la côte.

1 : zone des jeunes palettes natatoires ; 2 : côte en régénération.



I.V. PYLILLO

PLANCHE II

Chez *Beroe*, au bout de vingt-quatre heures, les bords déchirés de la plaie deviennent plus lisses, la section gardant cependant sa forme rectangulaire. Les bords de la plaie se rapprochent alors et se resserrent vers les extrémités des canaux méridiens internes. La plaie a maintenant l'aspect d'une cavité orale (Planche II, A). Le cinquième jour, elle se cicatrise et l'extrémité orale du corps prend une configuration normale. Le canal annulaire et le pigment rose qui lui est propre sont complètement reconstitués dix à quinze jours après l'opération (Planche II, B).

Chez *Mertensia*, la régénération du secteur oral se fait beaucoup plus vite. Cinq jours après l'opération, le canal annulaire péribuccal est déjà complètement formé. On ne voit plus qu'une légère aspérité à l'extrémité buccale, à la place de l'ancienne plaie. Le septième jour, les Cténaires opérés ne se distinguent pas des témoins.

Expériences sur la section transversale

Si on sectionne un *Beroe* en deux, la plupart des palettes nataires restant dans la partie aborale du corps, l'organe aboral n'est pas traumatisé (Planche II, C). Pendant la reconstitution de la partie orale extirpée, on observe l'obturation progressive des bords de la plaie et le rétrécissement de l'ouverture orale (Planche II, D). Vers le vingtième jour, la partie orale du corps ainsi que le canal buccal annulaire sont complètement restaurés (Planche II, E). Les fragments du corps de *Beroe* et de *Bolinopsis*, privés de leur organe aboral, le régénèrent après dix (*Bolinopsis*) ou quinze (*Beroe*) jours, mais, à ce moment, il paraît plus petit que l'organe amputé (Planche II, F).

Régénération du tentacule chez *Mertensia ovum*.

L'épithélisation de la surface de la plaie a lieu vingt-quatre heures après l'amputation du tentacule. Grâce à la transparence, il est possible d'observer, à l'endroit du tentacule amputé, de grands amas cellulaires. Dix jours après l'opération, une partie du canal tentaculaire amputé et le tentacule lui-même s'y développent (Fig. 3). D'abord enroulé en spirale et enfermé dans la gaine, il est beaucoup plus petit que le tentacule intact. Quinze jours après l'opération, il a grandi, sort de sa gaine et fonctionne comme un tentacule non opéré.

PLANCHE II *Beroe cucumis*

A : régénération d'une partie de la bouche, deux jours après l'opération.

1 : zone en régénération.

B : vingt-cinq jours après l'opération (vue du côté du pôle oral).

C : régénération après l'ablation de la partie orale du corps, 24 heures après l'opération (parties orale et aborale du corps).

D : huit jours après l'opération (vue du côté du pôle oral).

E : vingt jours après l'opération (vue du côté du pôle oral).

F : régénération quinze jours après l'ablation de la partie aborale du corps : le Cténaire s'est contracté.

Ainsi, les Cténaires des trois genres étudiés régénèrent-ils bien les parties amputées : côtes de palettes natatoires, canaux méridiens sous-jacents du système gastrovasculaire, zones de la région buccale du corps, parties orale et aborale, tentacules (chez *Mertensia*) mais il existe pourtant certaines différences dans le mode et la vitesse des processus de restauration. C'est chez *Bolinopsis* que régénèrent le plus rapidement toutes les parties du corps, tandis que *Beroe* est le plus long à éliminer ses lésions. Il est possible qu'une plus grande densité de la mésoglée de *Beroe* (par rapport à celle de *Mertensia* et, surtout, de *Bolinopsis*) soit responsable d'une plus lente migration

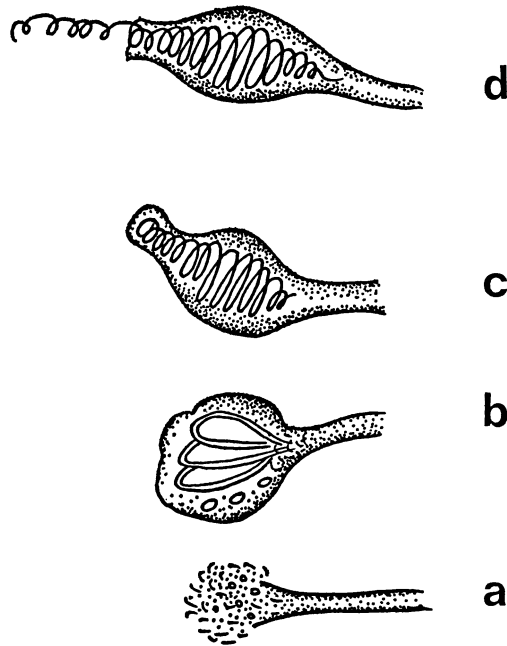


FIG. 3

Régénération du tentacule chez *Mertensia ovum*

Respectivement a : 24 h ; b : 7 jours ; c : 10 jours ; d : 15 jours (tentacule reconstitué) après l'opération.

des cellules, ce qui retarde la régénération. En outre, la différence de disposition des fibres musculaires joue, évidemment, un certain rôle, ce qui explique les particularités de la régénération, chez *Bolinopsis*, d'une partie des côtes de palettes.

Au cours de l'évolution des Cténaires, leur capacité de régénération a augmenté, en relation étroite, certainement, avec leur structure et leur milieu écologique. Planctoniques, faibles nageurs au corps extrêmement fragile, ils subissent toutes sortes d'influences traumatiques de la part du milieu environnant. Une forte capacité de régénération est, sans doute, une forme d'adaptation.

Les zoologistes ont longtemps cru au faible pouvoir de régénération des Cténaires. Cette opinion provenait, tout d'abord, du contraste étonnant dans leur réaction aux lésions avec celle des Eponges et des Coelentérés inférieurs. Aujourd'hui, les critères de comparaison de la capacité de régénération des animaux ont changé, en principe. Les travaux de B.P. Tokine (1959), G.P. Korotkova (1963), V.V. Isaéva (1968), D.G. Poltévà (1969) et al. ont montré la nécessité de délimiter les phénomènes de la régénération proprement dite — processus de reconstitution par les organismes des parties amputées — et ceux de l'embryogenèse somatique — développement d'organismes entiers à partir des cellules somatiques. Il a été reconnu que plusieurs espèces d'Eponges et de Coelentérés sont beaucoup moins susceptibles de régénération qu'on ne le croyait et qu'on y observe surtout des phénomènes d'embryogenèse somatique.

En confrontant les phénomènes de régénération et d'embryogenèse somatique avec le niveau d'intégration et les particularités d'organisation, on voit que l'embryogenèse somatique est généralement caractéristique des organismes dont l'état d'intégration est faible. Les phénomènes de régénération n'ont cependant pas disparu au cours de l'évolution, à mesure que les animaux se sont élevés en organisation. Ils se sont modifiés en acquérant des traits spécifiques aux divers niveaux d'intégration des espèces. Le point de vue a également changé en ce qui concerne l'extinction progressive des processus de régénération quand on va des Hydrozoaires aux Scyphozoaires, Anthozoaires et Cténophores. A mesure que le niveau d'intégration s'élève dans la série, la capacité de régénération grandit tandis que la capacité de reproduction asexuée et d'embryogenèse somatique tend à s'éteindre (Tokine, 1959).

Les données sur la capacité nette de régénération des Cténophores s'accordent avec le point de vue exposé ci-dessus. Les Cténophores ne présentent pas d'embryogenèse somatique, sauf, sans doute, chez quelques formes aberrantes (Tokine, 1962) .

RESULTATS DES OBSERVATIONS SUR LES LARVES *IN VIVO*

1. — Chez *Beroë*, les larves aux dernières étapes larvaires, lorsqu'elles se déplacent activement à l'intérieur de leurs enveloppes (peu avant l'éclosion), ainsi que celles qui viennent de quitter leurs enveloppes, sont extrêmement sensibles aux lésions mécaniques. Elles ne sont pas capables de reconstituer des parties du corps éliminées par sections transversales ou longitudinales. L'épithélisation de la plaie n'a pas lieu et il en résulte, naturellement, une dégénérescence rapide des tissus et la mort des larves opérées.

2. — Les larves nageantes de *Beroë* et *Bolinopsis*, âgées d'un mois environ, n'ont pas la même capacité de régénération. Cette différence est surtout visible dans le cas de section transversale. Chez *Beroë*, on observe nettement la réaction de contraction des bords de la plaie vers le centre de sa surface. Puis on voit se cicatriser et se mettre en contact, au pôle aboral, l'épithélium de revêtement et celui

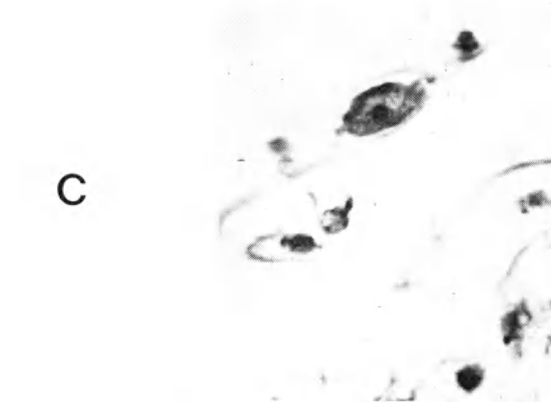
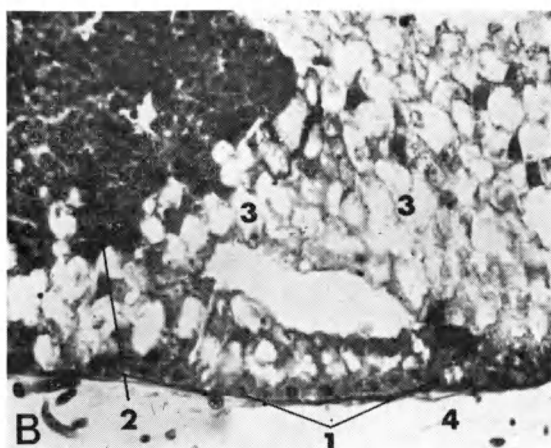
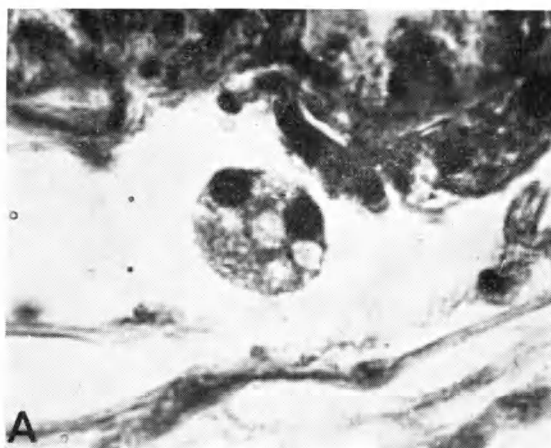
qui tapisse l'œsophage. Il en résulte, pour les fragments oraux portant les zones de côtes de palettes natatoires, des processus de reconstitution avec régénération de l'organe aboral. Mais les fragments oraux, dépourvus de palettes natatoires, finissent par mourir. Les fragments aboraux, au contraire, supportent facilement l'opération et peuvent même ensuite restaurer leurs structures orales.

Les larves de *Bolinopsis* de même âge sont beaucoup plus sensibles aux opérations. Seuls, des exemplaires isolés vivent encore dix à onze jours après la section et présentent des indices de dégénérescence. Dans les fragments aboraux, la cicatrisation de la surface de la plaie commence peu de temps après l'opération et, au bout de huit jours, on constate une perte massive des larves. Dans les fragments oraux, la surface de la plaie ne se recouvre pas toujours entièrement d'épithélium : la cicatrisation des bords du canal intestinal sectionné et des extrémités épithéliales superficielles n'a pas lieu. Cette réaction particulière, surtout à la surface de la plaie des fragments oraux, empêche évidemment la suite du développement des processus de formation et nous n'avons même jamais constaté, dans ces larves, une phase initiale de restauration des organes externes ou internes.

Les larves de *Bolinopsis* réagissent de la même manière particulière à l'incision transversale de la paroi. La continuité des épithéliums sectionnés ne se rétablit pas non plus. Dans nos expériences, l'épithélium superficiel se soudait à celui qui tapisse la cavité pharyngienne, ce qui empêchait le contact et la jonction des portions sectionnées d'une même couche épithéliale. La différence de réaction des larves de *Beroe* et de *Bolinopsis* aux sections transversales rend, semble-t-il, nécessaire de tenir compte des particularités d'orientation des fibres musculaires dans les différentes parties du corps et, par conséquent, de la différence de contractibilité des portions sectionnées.

Les larves des deux espèces reconstituent bien les parties manquantes après section longitudinale, si l'organe aboral est conservé dans le fragment restant. Si elles en sont privées, il semble que l'épithélisation de la plaie, même, soit impossible ; pendant toute la période d'observation, on voyait les fragments déformés par contraction de l'épithélium et des zones adjacentes de la mésoglée vers le centre de la surface de la plaie.

La comparaison des résultats de ces deux groupes d'expériences (sections transversales et longitudinales) nous amène à conclure que l'organe aboral joue le rôle d'un facteur d'intégration suivant le type de lésion. Ainsi, chez *Bolinopsis* par exemple, sa présence ne garantit pas l'apparition des phénomènes formatifs amenant la restauration des parties manquantes après section transversale de l'animal. Chez *Beroe*, l'absence d'organe aboral dans les fragments oraux n'inhibe pas le rétablissement de tout le complexe du secteur aboral. Il semble donc que le niveau de la section et l'existence des restes de canaux radiaires et des côtes de palettes dans le fragment oral aient une importance décisive. Chez les larves amputées d'une ou deux côtes de palettes, les ébauches de nouvelles côtes apparaissent du quatrième au cinquième jour après l'opération tandis que, du sixième au septième jour, on voit cinq à six petites palettes natatoires dans les côtes en régénération.



I.V. PYLILLO

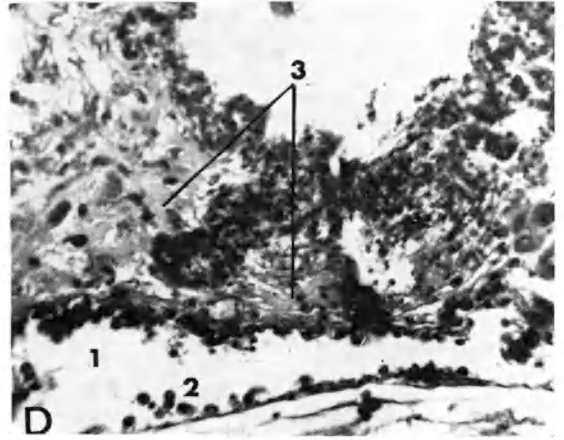
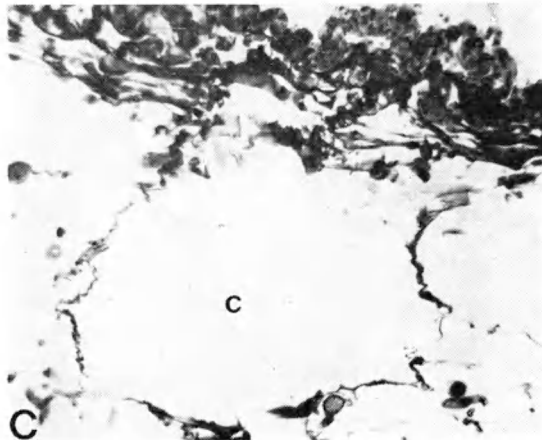
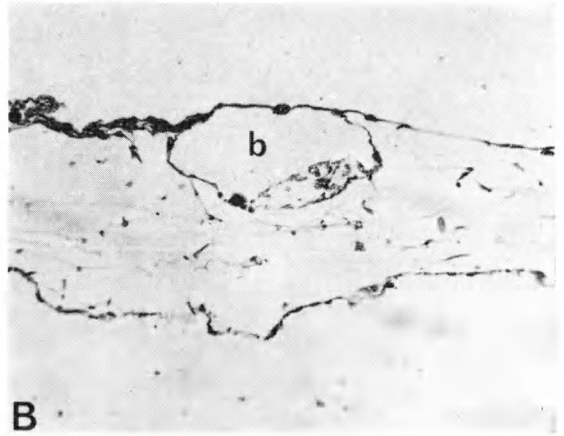
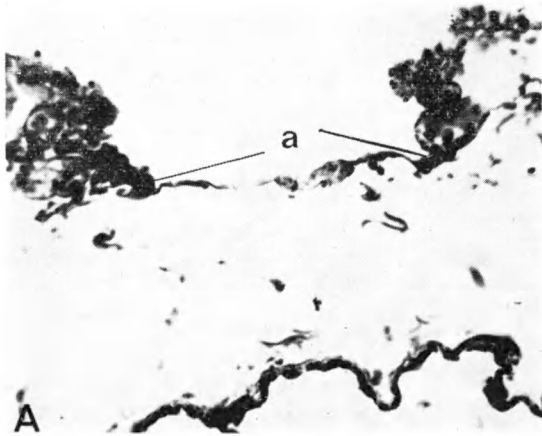
PLANCHE III
Beroë cucumis

A : cellules entodermiques volumineuses dans la lumière des canaux méridiens (90 x).

B : cellules éosinophiles accompagnant la gonade mâle (60 x).

1 : cellules éosinophiles ; 2 : gonade mâle ; 3 : entoderme ; 4 : mésoglée.

C : amibocytes (60 x) (voir le texte).



I.V. PYLILLO

PLANCHE IV
Beroë cucumis

A et B : coupes transversales de la zone de la côte de palettes en régénération, trois heures après l'opération.

a : épaissement de la mésoglée superficielle (10 x) ; b : ramification du canal méridien, isolée du milieu extérieur (8 x).

C : formation du canal méridien c au bout de 24 heures (10 x).

D : coupe transversale de la partie du corps en régénération, deux jours après l'excision de la côte de palettes et du canal méridien (20 x).

1 : lumière du canal en régénération ; 2 : cellules entodermiques ; 3 : mésoglée condensée avec de nombreuses cellules musculaires.

De petits fragments, excisés dans les différentes parties de la larve (1/10 à 1/12 du corps) commencent par s'arrondir, la surface de la plaie semble se recouvrir d'épithélium ; mais bientôt la dégénérescence commence : chez les larves de Cténaires, les phénomènes d'embryogenèse somatique n'ont donc pas pu être provoqués.

OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES

La reconstitution d'une côte de palettes et du canal méridien a été étudiée sur coupes chez *Beroë cucumis*. Son étude, dans cette partie du corps précisément, est surtout intéressante parce qu'on y observe la descendance des trois feuilletts embryonnaires. Avant d'en arriver à l'étude de ces phénomènes de régénération, nous avons entrepris celle des structures intactes, mal connues du point de vue histologique, et que nous résumons ci-dessous.

Dans l'épithélium superficiel de *Beroë cucumis*, outre les deux types (muqueux et acidophiles) de cellules sécrétrices, on observe des cellules non sécrétrices dont les noyaux et le cytoplasme faiblement basophile réagissent différemment au même colorant (selon Dominici). Les palettes natatoires, inégalement développées aux différents niveaux du corps, le sont davantage à l'extrémité aborale. Dans les zones interstitielles de l'épithélium, entre les bourrelets de formation basale, on trouve des rangées transversales continues de cellules glandulaires, grosses cellules muqueuses à cytoplasme éosinophile homogène.

L'entoderme gastral n'a pas une disposition stable, ses cellules étant en mouvement permanent. On observe très nettement, *in vivo*, le flot des cellules dans les canaux du système gastral. Ce mouvement est particulièrement intense dans l'infundibulum d'où les cellules se dirigent vers tous les autres canaux. Il est passif et suit le flot de liquide circulant dans les canaux. En règle générale, les grosses cellules entodermiques du système gastral possèdent deux noyaux sphériques et leur cytoplasme est très vacuolisé (Planche III, A). Mais l'entoderme contient aussi des cellules à cytoplasme basophile et à noyau clair, aux dépens desquelles se forment probablement les autres cellules entodermiques. Les gonades sont à divers états de maturité aux différents niveaux du corps. Les zones immatures sont à l'extrémité orale, les zones sexuellement mûres, vers l'extrémité aborale. Les cellules sexuelles mâles et femelles les plus mûres sont situées vers la lumière du canal. Les gonades mâles sont accompagnées de bandelettes de petites cellules à granulation éosinophile homogène (Planche III, B).

Les amibocytes de la mésoglée sont d'aspect très varié. Le plus souvent mononucléés mais parfois, binucléés, ils présentent alors des noyaux généralement compacts, sphériques et se colorant de manière intense. Le rapport nucléoplasmique est variable, parfois en faveur du noyau. Les nucléoles sont très rarement visibles et la configuration des cellules varie d'une forme arrondie, souvent à contours ondulés, jusqu'à une forme allongée (Planche III, C).

Après l'opération, sur toute la surface de la blessure, on voit les bords de l'épithélium irrégulièrement sectionnés et une zone libre de mésoglée. Ensuite débute le processus de contraction de la plaie, les bords de l'épithélium se rapprochant peu à peu. Au bout de trois heures, la mésoglée superficielle commence à se condenser ; sur coupe transversale, elle prend l'aspect d'un liseré dense, se colorant plus électivement (Planche IV, A). Si, sur la surface de la plaie, une ramification du canal méridien éloigné a été lésée, la mésoglée la recouvre superficiellement, l'isolant du milieu extérieur (Planche IV, B).

Six à treize heures après l'opération, un grand nombre de cellules musculaires s'accumulent autour de la plaie, ainsi que des amibocytes. Vingt-quatre heures après l'opération, les coupes le long de la zone blessée prennent un aspect différent : à la suite du resserrement des bords de la plaie, dans la mésoglée, au niveau de la région adjacente du reste du canal méridien, il se forme une cavité anhiste prolongeant le canal (Planche IV, C). Dans les zones assez éloignées de ce dernier, presque à mi-longueur de la blessure, on observe une mésoglée ininterrompue où se sont concentrées de nombreuses cellules musculaires.

Une partie des cellules épithéliales dégénèrent évidemment. Le jour qui suit, le canal néoformé « se fraie un chemin » au travers de toute la mésoglée qui réunit les restes des extrémités du canal méridien. L'observation *in vivo* des phénomènes est possible grâce à la transparence des tissus du Cténaire. Elle révèle que le mouvement ininterrompu — propre aux Cténaires — des cellules entodermiques de toutes dimensions, commence à se propager dans la zone nouvellement formée du canal. Cependant, à mesure que les cellules se rapprochent du lieu de la néoformation, leur mouvement se ralentit. Il est évident que le flot de liquide qui les porte y est moins fort que dans les canaux intacts.

Deux jours après l'opération, les coupes transversales de la zone blessée montrent la cavité du nouveau canal méridien non encore tapissée d'une couche uniforme et continue de cellules entodermiques, mais avec des cellules isolées ou des groupes de cellules migratrices arrêtés à un endroit ou à un autre de la paroi mésogléenne. Tous les genres de cellules entodermiques à des états divers subissent la migration : de grosses cellules vacuolisées, des cellules moins volumineuses non vacuolisées et, enfin, de petites cellules à cytoplasme basophile et noyau à nucléole. La mésoglée séparant le canal de l'épithélium superficiel se condense et on y voit de nombreuses cellules musculaires (Planche IV, D). Cette concentration de la densité des cellules mésogléennes n'est nette qu'au début du processus de régénération et disparaît ensuite. On observe la migration, non seulement de cellules épithéliales entodermiques mais de systèmes spécialisés de cellules (rosettes). Sur coupes, on voit souvent, dans les canaux, des rosettes entières.

Cinq jours après l'opération, on peut voir un véritable canal méridien revêtu des cellules entodermiques ; l'espace mésogléen compris entre l'ectoderme et la cavité du canal est réduit au minimum. La planche V, A présente une des coupes transversales de la zone étudiée au cinquième jour. A ses différents niveaux, sur une série de coupes, on voit le canal tapissé de façon varié : dans certaines

parties, existe une épaisse couche entodermique assez cohérente, dans d'autres, les cellules entodermiques sont encore inégalement disposées et éloignées les unes des autres. Les clichés révèlent des cellules errantes, diversement vacuolisées et des groupes entiers de cellules étroitement tassées, fixées à la paroi du canal. Les cellules de l'épithélium ectodermique sont, à ce moment, nettement accusées. Immédiatement au-dessus du canal, on ne trouve pas de cellules glandulaires et, dans certaines zones, les cellules de la partie centrale de l'épithélium sont un peu allongées et strictement parallèles. Elles possèdent un cytoplasme basophile et un gros noyau à tendance ovoïde. Ainsi commence à se profiler le bourrelet basal de la future palette natatoire. Le nombre de cellules du jeune bourrelet basal augmente ensuite tandis qu'elles grandissent et s'orientent d'une manière particulière, tendant à se rapprocher par leurs extrémités apicales. Le septième jour après l'opération apparaît une petite touffe de cils ; les petites palettes nataatoires sont alors formées. Le reste de l'épithélium surmontant le canal méridien reconstitué est unistratifié et cubique. Les cellules accolées au bourrelet basal ont des noyaux à nucléoles visibles, puis viennent des cellules dont les nucléoles ne se colorent pas. A quelque distance de la palette natatoire, apparaissent des cellules glandulaires entre lesquelles s'insèrent, très rarement, des éléments aux nucléoles colorables. Sur la planche V, B, représentant une vue générale de la zone régénérée le neuvième jour après l'opération, on peut voir une jeune palette natatoire dont les cellules du bourrelet basal sont caractérisées par leur forte basophilie. Les cellules dont partent les cils ont une forme allongée ainsi qu'un noyau clair, volumineux, dont le nucléole se révèle nettement. Le nombre de cellules bordant le bourrelet basal s'accroît. Cubiques et à noyau arrondi, elles ont ici une disposition très serrée, en amas, et se recouvrent les unes les autres. Plus loin, des deux côtés du bourrelet, on trouve un épithélium normal, en grande partie glandulaire. Le canal est tapissé d'entoderme et on peut observer la palette ciliée sur deux ou trois coupes successives. Puis les cils disparaissent et, sur plusieurs coupes, on ne voit plus que les cellules du bourrelet basal, les cellules sécrétrices disparaissant totalement. Quand le bourrelet est achevé, les cellules sécrétrices apparaissent sur trois ou quatre coupes et tout se répète alors.

Sur les coupes de la zone régénérée, le onzième jour après l'opération, se voit nettement une palette natatoire développée, une importante couche entodermique du canal, des cellules glandulaires dans l'entoderme, des cellules entodermiques dégénérées, tous ces systèmes cellulaires étant cependant beaucoup moins développés que chez les témoins normaux, au même niveau du corps. Nous n'avons pu voir de mitoses dans la région en régénération.

Le comportement des cellules des bords des bourrelets basaux et, probablement celui des zones adjacentes de l'ectoderme, sont très typiques. Six à sept jours après l'opération, commence et s'accroît sans cesse leur migration dans la mésoglée séparant le canal méridien de l'ectoderme (Planche V, C). On a pu noter plusieurs fois leur passage de la mésoglée dans le canal (Planche V, D et E). Chez les Cténaires, on sait que les gonades se trouvent dans le système de canaux méridiens. Nous les amputons en même temps que ces canaux. Huit jours après, sur toute la longueur de la zone en régéné-

ration, sur les côtés du canal, apparaissent alors de petits amas cellulaires au cytoplasme fortement basophile, au noyau clair avec un nucléole. Ces cellules, par leur réaction colorée et leur aspect, sont semblables aux cellules ectodermiques du jeune bourrelet basal (Planche V, E). D'assez petite taille et identiques des deux côtés du canal, elles sont disposées en bande discontinue et nous considérons ces amas comme les ébauches des gonades mâles et femelles.

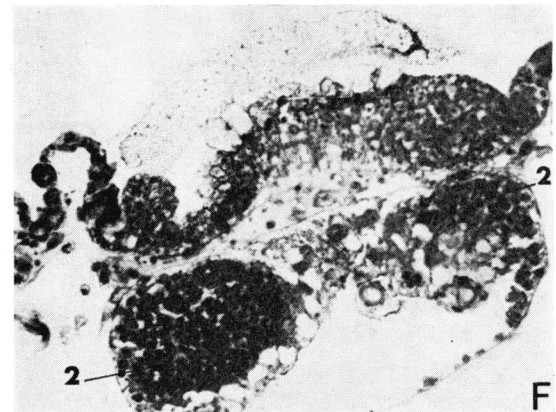
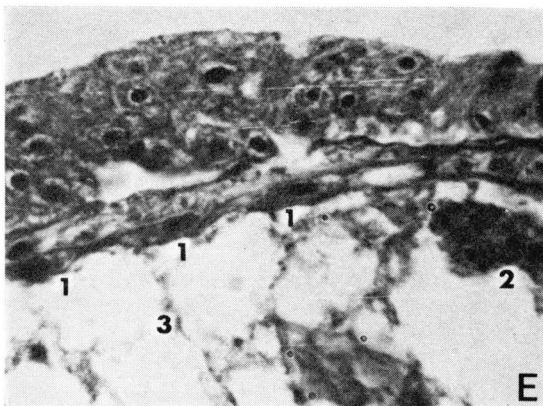
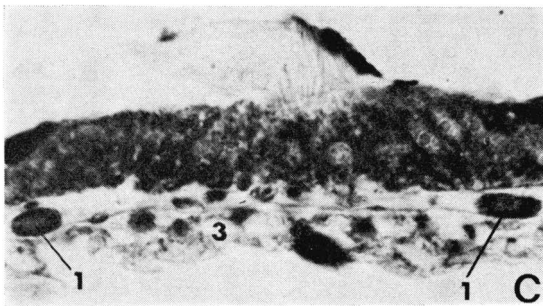
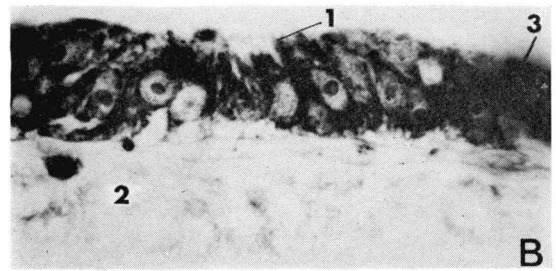
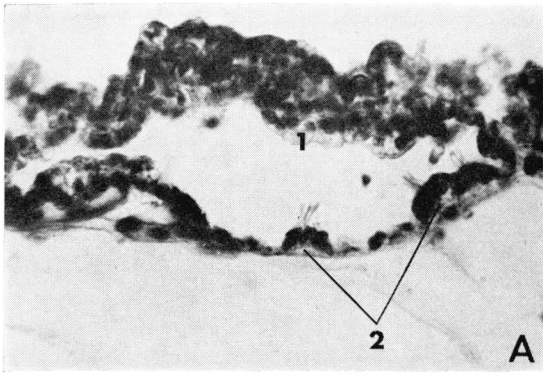
Les jeunes gonades continuent à se développer (Planche V, F). A ce stade, le testicule est plus grand que l'ovaire et ne possède pas les cordons muqueux accompagnant généralement les gonades femelles. L'aspect des gonades reconstituées des deux sexes est indiscernable. Cependant, il est possible de les distinguer d'après leur position par rapport à celles du canal voisin normal qui se trouve sur la même coupe. Comme on le sait, les glandes génitales occupent une place fixe dans les canaux des Cténaires, les gonades de même sexe dans les canaux voisins étant tournées l'une vers l'autre.

Entre le quinzième et le dix-septième jour de la régénération, on trouve, dans les interstices entre les bourrelets basaux, de petits groupes d'éléments éosinophiles accompagnant les testicules. Au dix-neuvième jour, dans les noyaux cellulaires des bourrelets basaux ciliés, on ne décèle que peu de nucléoles, tandis qu'ils sont nettement visibles dans de nombreuses cellules latérales dont la migration continue. A ce moment, on a donc un système d'éléments cellulaires tout à fait achevé, quoique non encore développé normalement, système reconstitué après l'ablation totale. Par la suite, le niveau de développement de la côte de palettes nouvellement formée ne fera que s'accroître.

L'analyse histologique des processus de reconstitution dans la région de ces zones amputées permet de constater la restauration complète de tout le système d'éléments cellulaires. Cette restauration des structures et des processus morphogénétiques qui la déterminent se produit dans un certain ordre : resserrement des bords de la plaie et cicatrisation par l'épithélium superficiel, précédés de la condensation de la mésoglée et de la concentration d'un grand nombre de cellules musculaires et d'amibocytes dans la région de la plaie ; reconstitution du canal méridien et migration le long de celui-ci des cellules isolées et des groupes de cellules de l'entoderme, aboutissant à la formation du canal tapissé de ces cellules ; transformations dans l'épithélium ectodermique situé au-dessus du canal néoformé et apparition des palettes natatoires ; migration des cellules latérales glabres des bourrelets basaux et des cellules de l'épithélium superficiel adjacent dans la mésoglée qui le sépare du canal puis dans le canal lui-même ; régénération des gonades.

La concentration de cellules musculaires et d'amibocytes et la condensation de la mésoglée au voisinage de la blessure témoignent du rôle important joué par ces éléments aux premières étapes de la régénération. Les amibocytes sont, semble-t-il, à l'origine de la différenciation des cellules musculaires.

On peut admettre une influence régulatrice des restes du canal méridien sur sa partie néoformée car le creusement de la cavité du canal dans la mésoglée commence à partir des restes des extrémités



I.V. PYLILO

PLANCHE V
Beroë cucumis

A : coupe transversale d'une zone de la côte de palettes et du canal méridien en régénération, cinq jours après l'excision (60 x).
1 entoderme ; 2 : rosettes.

B : restauration de la palette natatoire neuf jours après l'opération (100 x).
1 : jeune palette ; 2 : entoderme ; 3 : épithélium ectodermique glandulaire.

C : migration des cellules ectodermiques et régénération des gonades neuf jours après l'opération (90 x).

D : idem (60 x).

E : quinze jours après l'opération (90 x).

F : dix-neuf jours après l'opération (40 x).

1 : cellules ectodermiques pendant la migration ; 2 : gonades en régénération ;
3 : entoderme.

aborale et orale de l'ancien canal et se dirige vers le centre. Cependant, il faut ajouter que nos observations *in vivo*, décrites ci-dessus, de reconstitution du canal méridien après amputation totale, montrent sa régénération complète malgré l'absence de restes de l'ancien canal.

L'instabilité de la disposition des éléments entodermiques et leur extrême mobilité tiennent un rôle important. Il est évident que celle-ci est principalement due aux courants liquides dans le système gastro-vasculaire. Tous les éléments entodermiques émigrent : les cellules volumineuses vacuolisées ou non, les petites cellules au cytoplasme basophile et au noyau clair (qui semblent rétablir la quantité normale de matériel entodermique pendant la régénération), ainsi que des systèmes entiers de cellules (rosettes).

Passons maintenant à la restauration de la côte de palettes nata-toires. Même dans les cas d'amputation intégrale ne laissant aucune palette, l'ectoderme, au-dessus du canal méridien déjà reconstitué, était parsemé, à partir d'un certain moment, de palettes nata-toires extrêmement petites (Planche I, C). Tout l'épithélium superficiel possède probablement une capacité potentielle de développement de ces palettes, mais l'influence du canal méridien sous-jacent lui est nécessaire, l'épithélium se trouvant au-dessus de lui jouant précisément un rôle actif. Le fait est confirmé par la présence de cellules ciliées isolées dans l'épithélium unistratifié, près du canal méridien, à côté de bourrelets basaux.

Quinze jours après l'ablation de toutes les structures, on voit des deux côtés du canal régénéré, des gonades multicellulaires volumineuses mais encore immatures. Il est évident qu'elles se redéveloppent, sans aucune participation des éléments sexuels, dans la partie conservée du canal. L'apparition simultanée des cellules sexuelles dans toute la longueur de la zone régénérée le prouve, bien que la bande de ces cellules ne soit pas unie mais discontinue.

La redifférenciation des cellules sexuelles après leur ablation totale est le propre de certains Invertébrés. Ainsi, chez l'Hydraire *Clava squamata*, après amputation du gonophore contenant toute la réserve de gonies, ce sont les cellules interstitielles dérivant de l'ectoderme qui donnent naissance à de nouveaux gonophores en émigrant dans l'entoderme (Brien, 1943). La redifférenciation de cellules sexuelles à partir de cellules somatiques est même possible dans divers groupes d'Invertébrés, par exemple chez l'Oligochète *Lumbriculus lineatus* (Herlant-Meewis, 1946). La possibilité de reformation des gonies du Cténaire adulte, sans participation de cellules sexuelles, est démontrée, à notre avis, par le phénomène de dissogénie propre à tous ou à plusieurs Cténaires. Le stade de larves à maturité est suivi d'une période de stérilité lorsque les cellules dégénèrent. Puis, chez les Cténaires adultes, l'appareil génital se développe à nouveau. Le problème de l'origine des cellules sexuelles se pose et nous en arrivons ainsi, à la suite de nos observations, à la question la plus controversée. Nous admettons que les cellules latérales non ciliées des bourrelets basaux se déplaçant dans la mésogée interstitielle puis dans le canal, ainsi que les cellules de l'épithélium adjacent, donnent naissance à des cellules sexuelles. En effet, on observe d'abord les déplacements des cellules ectodermiques puis, sur les bords internes du canal, l'apparition de petits groupes de cellules non différenciées

analogues, par leur morphologie et leur réactions colorées, à des éléments ectodermiques. Ces groupes sont certainement des ébauches de gonades. Nos observations nous permettent ainsi de penser que les produits génitaux des Cténaires ont une origine ectodermique, bien que les opinions des auteurs, à ce sujet, soient très divergentes et que le début de la discussion date de 1880, année de la parution des monographies de Hertwig et de Chun.

Le premier soutenait l'origine ectodermique des cellules sexuelles avec deux preuves à l'appui : tout d'abord la disposition indépendante des gonades par rapport à l'entoderme, entre la mésogée voisine du canal et l'entoderme tapissant sa cavité. Par cette disposition, elles tordent l'entoderme du canal. Or, nous n'avons pas observé de cellules entodermiques entre la mésoglée limitante et la gonade. D'autre part, Hertwig alléguait l'existence, chez certains Cténaires (*Callianira*

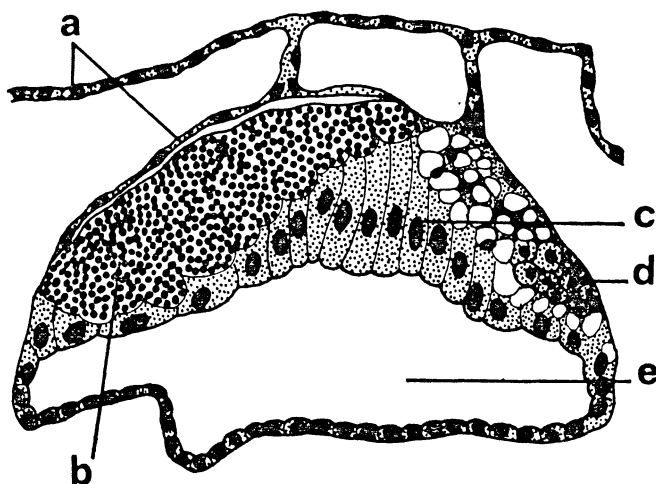


FIG. 4

Coupe transversale du canal méridien chez les Cténaires. a : ectoderme ; b : gonade mâle ; c : entoderme ; d : gonade femelle ; e : lumière du canal (d'après Hertwig - 1880).

bialata, *Cydidpe hormiphora*, *Euplocamis stationis*) de cordons ectodermiques reliant la mésoglée à l'ectoderme au travers des gonades (Fig. 4).

Chun affirmait, au contraire, que les cellules sexuelles des Cténaires ont une origine entodermique. Il décrivait la transformation des cellules entodermiques en cellules génitales qui se manifestait, principalement, par l'accroissement des noyaux et l'apparition, dans ces noyaux, de granules réfringents (« Kernkörperchen »).

Plus tard, ce problème a été soulevé dans les travaux de Korotnev (1888) et de Komai (1922). Ces auteurs, étudiant le Cténaire parasite *Gastrodes parasitica*, notent la présence des œufs dans l'épithélium pharyngien et leur attribuent une origine ectodermique. Delage et Hérouard (1901), Hyman (1940), D.M. Fédotov (1966), dans leurs traités sur les Cténaires, se basant sur les observations des chercheurs cités ci-dessus, estiment que le problème n'est pas résolu.

L. Hyman admet plutôt l'origine entodermique des cellules sexuel-

les, tandis que D.M. Фédотов considère la présence des gonades dans l'entoderme comme un phénomène secondaire auquel il réserve un rôle trophique pour les cellules sexuelles.

En démontrant que, dans les conditions normales, les cellules génitales commencent leur développement au pôle oral, nous avons tout particulièrement étudié cette région (palettes natatoires, revêtement du canal méridien et gonades) et nous avons pu constater, autour des zones orales également, une migration des cellules ectodermiques. Les résultats de notre étude du comportement cellulaire dans les zones régénérées de la région du canal et dans les parties orales du canal intact nous permettent ainsi de rejoindre l'interprétation de Hertwig sur l'origine ectodermique des cellules génitales des Cténaïres.

Summary

The regeneration phenomena of the Ctenophora from the Barents Sea were investigated. The adult animals (*Beroë cucumis* Fabr., *Bolinopsis infundibulum* O. Müller, *Mertensia ovum* Fabr.) and the larvae (*Beroë cucumis*, *Bolinopsis infundibulum*) were used in the experiments. The Ctenophora of all the three species completely regenerate the removed parts of the comb rows, the parts of the gastrovascular system, the aboral organ and tentacles (*Mertensia*). The capacity for regeneration of the larvae was also observed. There are some differences in the pattern and the rate of the regeneration processes in the representatives of the different species.

The histological analysis of the regeneration processes in the region of the removed comb row and the meridional canal of *Beroë cucumis* demonstrate the complete restoration of the whole system of the cell elements. A certain sequence of the histogenetical processes in the regeneration of these structure was described. The ectodermal origin of the germ cells was supposed.

Резюме

Исследованы регенерационные явления у взрослых (*Beroë cucumis* Fabr., *Bolinopsis infundibulum* O. Müller, *Mertensia ovum* Fabr.) и личинок (*Beroë cucumis*, *Bolinopsis infundibulum*) гребневиков Баренцева моря. Гребневики всех видов успешно регенерируют удаленные участки гребных рядов, части гастротрофической системы, аборальный орган, щупальцы (*Mertensia*). Отмечена регенерационная способность личинок гребневиков. Наблюдаются некоторые различия в характере и в скорости протекания восстановительных процессов у представителей разных родов.

Гистологический анализ восстановительных процессов на месте вырезанных рядов гребных пластинок и меридионального канала *Beroë cucumis* показывает полноценное восстановление всей системы клеточных элементов. Описана определенная последовательность гистогенетических процессов при регенерации этих структур. Делается предположение об эктодермальном происхождении половых клеток.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BRIEN, P., 1943. — Etude sur la régénération et la rénovation de l'appareil sexuel chez les hydroïdes (*Clava squamata* O.F. Müller). *Arch. Biol.*, 54, pp. 409-475.
- CHUN, C., 1880. — Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. *Fauna und Flora Golfes Neapel*, 1. Leipzig.
- COONFIELD, B., 1936. — Regeneration in *Mnemiopsis leidyi* Agassiz. *Biol. Bull.*, 71, 3, pp. 421-428.
- COONFIELD, B., 1937. — The regeneration of plate rows in *Mnemiopsis leidyi* Agassiz. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 23, pp. 152-158.

- DELAGÉ, J. et HÉROUARD, E., 1901. — Traité de Zoologie concrète. 2, 2, Paris.
- FEDOTOV, D.M., 1966. — L'évolution et la phylogénie des Invertébrés. Moscou (en russe).
- FRANC, J.-M., 1968. — Evolutions et interactions du mésenchyme et des épithéliums au cours de la régénération des lèvres de *Beroe ovata* (Chamisso et Eysenhardt), Cténaire Nudicténide. *Thèse Fac. Sc. Lyon*. 379.
- FREEMAN, G., 1967. — Studies on regeneration in creeping Ctenophore *Vallicula multiformis*. *Journ. Morphol.*, 123, 1, pp. 71-84.
- HERLANT-MEEUWIS, H., 1946. — Contribution à l'étude de la régénération chez les Oligochètes. Reconstitution du germen chez *Lumbriculus lineatus*. *Arch. Biol.*, 57, pp. 197-306.
- HERTWIG, R., 1880. — Über den Bau der Ctenophoren. *Jena. Z. Naturw.*, 14, pp. 393-547.
- HYMAN, H.L., 1940. — The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora. New York and London.
- ISAEVA, V.V., 1968. — La régénération et l'embryogenèse somatique de certains Turbellariés. *Cah. Biol. Mar.*, 9, pp. 405-416.
- KOMAI, T., 1922. — Studies on two aberrant Ctenophores, *Coeloplana* and *Gastrodes*, Kyoto.
- KOROTKOVA, G.P., 1963. — Dépendance des processus de la régénération des Eponges du caractère et du niveau de leur intégration. *Biol. Gén.*, 24, 6, pp. 445-453 (en russe).
- KOROTKOVA, G.P. et PYLILO I.V., 1970. — Les phénomènes de la régénération chez les Cténoptères. *Vest. Leningrad Univ.*, 3, sér. biol., pp. 21-28 (en russe).
- KOROTNEV, A., 1888. — *Cunocantha* und *Gastrodes*. *Zeit. f. wiss. Zool.*, 47, pp. 650-657.
- MORTENSEN, TH., 1915. — On regeneration in Ctenophores. *Vidensk. Meddel. fra Dansk. natur. For.*, 66, pp. 45-51.
- OKADA, Y.K., 1932. — Studies on regeneration of Coelenterata. *Kyoto Univ. Col. Sci. Mem.*, ser. B., 7, 5, art. 10, pp. 205-221.
- POLTEVA, D.G., 1969. — Polarité et symétrie dans le processus d'embryogenèse somatique chez *Metridium senile fimbriatum* (Verrill). *Cah. Biol. Mar.*, 10, pp. 187-204.
- PYLILO, I.V., 1968. — Nouvelles données sur la régénération des Cténaires. *Nauch. Dolk Vyssh. Shk., Biol. nauki, SSSR*, 3, pp. 17-22 (en russe).
- PYLILO, I.V., 1965. — Observations sur la régénération de *Beroe cucumis*. *Vest. Leningrad Univ.*, 3, sér. biol., pp. 150-153 (en russe).
- PYLILO, I.V., 1970. — La régénération des rangées de palettes natatoires et du canal méridien du Cténaire *Beroe cucumis* Fabr. *Arch. Anat., Histol. et Embryol.*, 10, pp. 18-26 (en russe).
- TANAKA, H., 1932. — Reorganization in regenerating pieces of *Coeloplana*. *Kyoto Univ. Col. Sci. Mem.*, ser. B, 7, 5, art. 11, pp. 223-246.
- TOKINE, B.P., 1959. — La régénération et l'embryogenèse somatique. Leningrad Univ. (en russe).
- TOKINE, B.P., 1962. — Sur l'aptitude à la régénération des Cténoptères. *Vest. Leningrad Univ.*, 3, sér. biol., pp. 66-78 (en russe).