

Remarques au sujet de la scissiparité CHEZ LES OLIGOCHÈTES

Lois d'apparition de la scissiparité
chez *Chaetogaster diaphanus* GRUITH.

PAR

HENRIETTE MEEWIS

Laboratoire de biologie animale. Faculté des sciences. Université Libre de Bruxelles.

(Pl. V).

HISTORIQUE.

La reproduction asexuelle chez les Annélides se manifeste par scissiparité. En dehors de la scissiparité préparatoire à la reproduction sexuelle, c'est-à-dire la Schizogonie, donnant des bourgeons libres plus ou moins complètement constitués, il faut distinguer l'Architomie et la Paratomie.

L'Architomie se trouve manifestée à la fois chez les Archiannélides (*Cténodrilus*) et chez les Oligochètes. Elle consiste en la libération d'individus constitués d'un nombre variable de segments et qui, après leur séparation de la souche, devront régénérer les parties manquantes : une tête ou un pygidium ou les deux à la fois (Theilung mit nachfolgender Regeneration : KORSCHELT et HEIDER [4]).

La Paratomie se présente comme une accélération de l'Architomie car le zoïde, né par reproduction asexuelle, ne se détache de la souche qu'après s'être complètement constitué. (Theilung mit vorhergehender Regeneration : KORSCHELT et HEIDER [4]).

La Paratomie revêt elle-même des aspects variables selon les espèces et que KORSCHELT et HEIDER ont catalogué en trois groupes :

I) Celui des *Chaetogaster* chez lesquels la scissiparité apparaît régulièrement au tiers postérieur du corps de tous les zoïdes : on obtient ainsi des chaînes où un individu long et plus âgé alterne avec un individu court et plus jeune.

II) Celui des *Naïs proboscidea* (*Stylaria lacustris*) auquel appartiennent également les *Autolytus* et les *Myrianida*. La scissiparité apparaît vers le milieu d'un individu. Le zoïde antérieur émet ensuite par scissiparité hâtive une série de bourgeons qui seront d'autant plus longs et plus âgés qu'ils sont plus loin du zoïde antérieur dont ils proviennent.

III) Celui de *Naïs barbata* où les deux premiers cas se combinent ; la scissiparité se produit vers le milieu d'un individu, puis chacun des deux zoïdes ainsi formés donne une série de bourgeons hâtifs.

Selon GALLOWAY (3) les *Dero* appartiendraient au premier groupe. Dans chaque zoïde la scissiparité apparaît dans une région préanale.

STOLTE (8) retrouve le 3^e processus chez *Naïs elinguis* et *Naïs variabilis*.

Pour SCHULTZE (7), chez *Naïs proboscidea*, chaque bourgeon renferme au moins un segment du zoïde qui lui a donné naissance.

Plus récemment, L. DEHORNE (2) a repris l'étude des modalités de la scissiparité chez les Oligochètes et les résume en trois lois qui, tout en rappelant en certains points la classification de KORSCHELT et HEIDER, s'en écartent pour d'autres.

Deux facteurs principaux interviennent dans le double phénomène d'accroissement et de multiplication scissipare, ce sont :

I) La vitesse spécifique du bourgeonnement.

II) La précipitation des scissiparités.

D'après ces facteurs, DEHORNE distingue deux catégories de naïdymorphes :

I) Les genres à scissiparité lente : *Dero* et *Ophidonaïs*.

II) Les genres à scissiparité hâtive comprenant tous les autres naïdymorphes et que l'on peut subdiviser en :

a) Genres à scissiparités naïdiennes : *Naïs*, *Aeolosoma*, *Chaetogaster*.

b) Genres à scissiparités stylariennes : *Stylaria*, *Pristina*.

Dans la scissiparité lente, les *Dero*, par exemple, présentent un zôme de scissiparité aux environs du 38^e segment ; au moment de sa séparation d'avec la souche, le zoïde postérieur est complètement constitué et ne présente encore aucune trace d'une prochaine scissiparité.

Les Oligochètes à scissiparité hâtive présentent tout d'abord une seule scissiparité lente comparable à celle du *Dero*, à laquelle se superposent ensuite les scissiparités hâtives. Celles-ci consistent dans l'apparition d'une zôme de scissiparité brusque dans la région postérieure en régénération du zoïde souche.

La place de la scissiparité hâtive est variable selon qu'il s'agit de la scissiparité naïdienne ou de la scissiparité stylarienne.

Dans le cas de scissiparité naïdienne, la zone de scissiparité normale ou lente apparaît dans un segment ($n + I$) derrière le dissépiment antérieur de ce segment. Par suite de cette première scissiparité, le segment $n + I$ est partagé en deux régions, la région postérieure, la plus longue qui interviendra dans la reconstitution céphalique du zoïde postérieur et la région antérieure (a) qui représente en fait la région pygidiale du zoïde antérieur souche. Cette région a reconstitue apparemment le segment $n + I$, mais celui-ci à peine reformé se fragmente brusquement à l'endroit même où la première scissiparité était apparue, c'est-à-dire derrière le dissépiment postérieur du segment n . La portion postérieure du segment $n + I$ isolée physiologiquement et située entre le zoïde postérieur né par scissiparité lente et la zone de scissiparité nouvelle est en fait un zoïde nouveau pourvu déjà de ses soies et qui n'aura plus qu'à grandir.

Dès que la portion antérieure (a) du segment $n + I$ aura reformé celui-ci, le processus de scissiparité se répétera de la même façon et indéfiniment de telle sorte que, en avant du zoïde postérieur né de la scissiparité lente, s'échelonnent d'arrière vers l'avant des zoïdes nés hâtivement, uniquement de la zone postérieure du segment $n + I$ et d'autant plus jeunes et plus petits qu'ils sont plus antérieurs. La scissiparité naïdienne est donc une scissiparité hâtive, continue, indéfinie.

La scissiparité stylarienne est par contre intermittente. En effet, dès que la région antérieure a du segment $n + I$ qui a subi la première scissiparité lente, commence à proliférer, une seconde zone de scissiparité hâtive apparaît dans le segment n derrière le dissépiment postérieur du segment $n - I$. L'espace compris entre les deux zones de scissiparité et correspondant donc à la région antérieure de $n + I$ et à la région postérieure de n devient un zoïde nouveau. Dès que la région antérieure du segment n régénère, une troisième scissiparité apparaît dans le segment $n - I$ derrière le dissépiment postérieur de $n - II$ déterminant ainsi un troisième zoïde bourgeonné. Ainsi, au fur et à mesure que le nombre de scissiparités hâtives se multiplie, le zoïde souche se raccourcit d'autant. Il arrive un moment où la taille de ce zoïde souche, où le nombre des segments qui le constituent, atteint une limite minimale incompatible avec de nouvelles scissiparités. Le zoïde souche s'accroît alors sans bourgeonner et la série de scissiparités hâtives ne reprendra que quand le zoïde souche aura acquis une longueur déterminée, c'est-à-dire un nombre de segments normal.

Obéissent à la loi de scissiparité naïdienne : les *Naïs*, *Aeolosoma*,

Chaetogaster, tandis que les *Stylaria* et les *Pristina* suivent la loi de scissiparité stylarienne.

Poursuivant l'étude histogénétique et organogénétique de la régénération naturelle chez les *Chaetogaster*, nous avons, au préalable, voulu vérifier la loi formulée par DEHORNE à propos de cette espèce. Selon DEHORNE donc, *Chaetogaster* présenterait une scissiparité du type naïdien, c'est-à-dire une scissiparité lente suivie de scissiparités hâties, continues et indéfinies dans le segment $n + 1$ et DEHORNE s'exprime ainsi au sujet de *Chaetogaster*: " Dans le II^e segment (c'est-à-dire dans le segment $n + 1$) de tous les *Chaetogaster*, on voit se succéder les zones de scissiparité avec une grande rapidité ; en raison de la vitesse de l'organogénèse, chaque zone de bourgeonnement postérieur ne peut donner plus de 5 segments sétigères. Immédiatement en arrière du dissépiment qui limite le 5^e sétigère formé, on voit s'établir une zone de scissiparité. Les zones de céphalisation sont généralement en retard sur les zones postérieures et la chaîne comprend toujours un plus grand nombre d'individus à 5 segments que de zôides complets."

Rappelons que la scissiparité lente et la scissiparité hâtie distinguées par DEHORNE correspondent aux deux processus de reproduction que MÜLLER (6) et CLAUS (1) avaient observés. Ces derniers auteurs considéraient la scissiparité hâtie comme un bourgeonnement.

Enfin la loi de scissiparité naïdienne de DEHORNE se superpose à ce que KORSCHELT et HEIDER considèrent dans leur premier groupe de scissiparité paratomique résumé plus haut.

Nos observations nous permettent de confirmer également la distinction entre scissiparité lente et scissiparité hâtie, mais pour des raisons que nous expliquerons plus loin, nous dénommerons ces deux processus *scissiparité vraie* et *bourgeonnement pygidial*. De plus, l'ordre de succession de la scissiparité vraie (scissiparité lente de DEHORNE) et du bourgeonnement pygidial (scissiparité hâtie de DEHORNE) se réalise de façon différente et plus complexe que ce que DEHORNE et avant elle CLAUS, MÜLLER et KORSCHELT et HEIDER avaient décrit.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE DE LA CULTURE.

L'animal que nous avons étudié est le *Chaetogaster diaphanus* GRIITH.

Au lieu de faire des observations d'individus provenant de cultures massives, nous avons pratiqué des cultures isolées de chaînes dont nous pouvions suivre journellement et individuellement les processus de croissance.

Chaque chaîne est mise dans un tube à essai renfermant 5 cc. d'eau dans laquelle nous ajoutons une petite feuille de riccia ; le tube est fermé à l'ouate et peut être placé à une température constante, celle de l'eau d'un thermostat par exemple. Les *Chaetogaster* étant carnassiers nous déposons dans chaque tube et chaque jour 6 à 8 segments de *Naïs communis*.

ETUDE D'UNE CHAÎNE ISOLÉE.

La planche V montre schématiquement le développement d'une chaîne de *Chaetogaster* mesurée de jour en jour pendant 10 jours. On voit que ce développement est assez rapide.

Les tableaux I, II et III représentent également la croissance de cette chaîne : chaque individu ou zoïde est représenté par deux chiffres : le premier indique le nombre de faisceaux de soies poststomacales (sans tenir compte des soies pharyngiennes, qui n'apparaissent que secondairement) et le second chiffre exprime la longueur en microns.

Nous décrirons dorénavant la position des zones de scissiparité non d'après le nombre total des segments ainsi que le fait DEHORNE, mais uniquement d'après les paires de faisceaux de soies poststomacales. C'est ainsi que le 18 janvier, la chaîne se composait de 8 zoïdes : le premier présentait 4 paires de faisceaux de soies poststomacales et mesurait 4000 microns, le second possédait 2 paires de faisceaux de soies poststomacales et mesurait 280 microns, le troisième avait 6 paires de faisceaux de soies poststomacales et s'étendait sur une longueur de 800 microns et ainsi de suite.

Chaque jour, vers la même heure, nous avons mesuré les zoïdes et nous avons inscrit les résultats dans les colonnes correspondant au jour où fut faite la mesure.

Lorsque la chaîne s'est coupée en deux, le 20 janvier, nous n'avons considéré que la partie antérieure A ; la partie postérieure B a été reportée dans le tableau II. Une seconde chaîne détachée le 22 janvier de la portion antérieure A en croissance a été l'objet du tableau III.

Les chaînes IV et V, séparées l'une de la portion antérieure A, l'autre de la portion postérieure B, le jour même de la fin des mesures, c'est-à-dire le 27 janvier, ont été inscrites respectivement dans les tableaux I et II, sans être l'objet d'observations particulières.

TABLEAU I

TABLEAU II

18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
4 — 3800	4 — 3900	{ 4 — 3800 1 — 200	4 — 3800	4 — 4000	4 — 4000	4 — 4000	4 — 4000	4 — 4000	4 — 4080
2 — 280	3 — 500	4 — 500	2 — 220	2 — 320	3 — 360	4 — 360	5 — 360	5 — 500	5 — 500
6 — 800			6 — 600	7 — 900	7 — 900	7 — 900	7 — 900	7 — 900	7 — 1140
			{ 4 — 1000 1 — 1200	{ 4 — 1100 1 — 120	{ 4 — 1200 1 — 120	{ 4 — 1340 2 — 200	{ 4 — 1440 2 — 200	{ 4 — 1920 3 — 300	{ 4 — 340 3 — 300
			{ 4 — 400 1 — 400	{ 6 — 500 1 — 400	{ 6 — 700 1 — 400	{ 7 — 900 1 — 400	{ 7 — 900 1 — 400	{ 4 — 900 5 — 500	{ 5 — 400 5 — 400
4 — 1000	{ 4 — 1240 2 — 200	{ 4 — 1680 3 — 240	4 — 1740	4 — 1850	{ 4 — 2000 1 — 180	{ 4 — 2220 1 — 180			V
5 — 800	7 — 1060	{ 5 — 1020 4 — 380	3 — 3.0	3 — 360	5 — 460	5 — 500			
			5 — 1020	5 — 1200	5 — 1320	5 — 1350			
			4 — 440	5 — 520	6 — 600	6 — 640			

TABLEAU III

18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
5 — 3800	5 — 3840	5 — 4000	5 — 4000	5 — 4000	5 — 4000	5 — 4000	5 — 4000	5 — 4000	5 — 4080
2 — 240	2 — 280	2 — 300	3 — 300	3 — 360	3 — 360	3 — 360	3 — 360	3 — 360	4 — 380
6 — 600	7 — 880	7 — 960	8 — 1160	8 — 1160	8 — 1160	8 — 1160	8 — 1160	8 — 1160	{ 5 — 1040
			{ 4 — 1020 2 — 240	{ 4 — 1160 3 — 260	{ 4 — 1300 3 — 280	{ 4 — 1380 4 — 300	{ 4 — 1500 4 — 300	{ 4 — 1620 4 — 300	{ 4 — 300 4 — 300
			{ 4 — 620 5 — 440	{ 4 — 800 5 — 440	{ 4 — 800 5 — 440	{ 4 — 840 5 — 540	{ 4 — 1000 6 — 640	{ 4 — 1000 6 — 640	{ 4 — 1000 6 — 640

NOMENCLATURE.

Si nous observons le premier et le second zoïde de la chaîne mesurée le 18 janvier, nous constatons que :

I) Le premier zoïde est un animal complet. Il présente toute la région céphalo-pharyngienne normale, avec les soies pharyngiennes correspondantes. A partir du milieu dans la région stomachale, commencent les soies que nous avons appelées poststomacales. Elles sont disposées en paires de faisceaux symétriquement répartis dans chacun des segments du tronc de la façon suivante : une paire de faisceaux vers le milieu de la région stomachale, une seconde à la limite de l'estomac et de l'intestin chloragogène et les autres sur la longueur de ce dernier.

Chaque faisceau comporte, d'après MICHAELSEN, 4 à 11 soies. Pour la facilité de l'exposé et de la numération, nous emploierons les mots "une soie" au lieu de "une paire de faisceaux de soies". Ceci entendu, le premier zoïde possédant 4 paires de faisceaux de soies poststomacales et mesurant 4.000 microns sera donc désigné dans le tableau I par les deux nombres 4-4000.

La scissiparité se réalisant derrière le dissépiment, ainsi que DEHORNE l'a montré, nous considérons la partie antérieure du segment $n + 1$ où se fait la scissiparité comme étant le pygidium du zoïde antérieur souche. C'est ainsi que le lendemain de la mise en culture, le 19 janvier nous constatons que (planche V, tableau I) une zone de scissiparité est apparue dans le pygidium du zoïde antérieur, c'est la scissiparité pygidiale qui isole un zoïde de 1 soie. Cet élément pygidial s'accroît à peu près régulièrement de 1 soie chaque jour de sorte que le 27 janvier il en présente 7.

II) Si nous suivons dans le tableau I et la planche V l'individu 2 mesurant 280 microns et ne possédant que 2 soies, nous constatons que le nombre de soies s'accroît de jour en jour et le 22 janvier ce zoïde a 7 soies ; le 23, il présente une zone de scissiparité telle que celle-ci isole un zoïde antérieur de 5 soies et un zoïde postérieur de 4 soies.

Deux processus de scissiparité se réalisent donc chez les *Chaetogaster* :

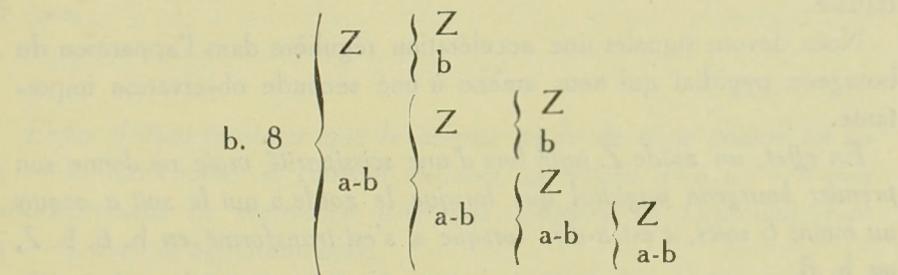
- a) Une zone de scissiparité dans la région pygidiale d'un individu à 4 soies (18-19 janvier, premier individu : 4-4000).
- b) Une zone de scissiparité dans un individu de 7 à 9 soies derrière la quatrième ou la cinquième soie (18-23 janvier, second individu : 2-280).

Nous appellerons *bourgeonnement pygidial*, la formation du petit zoïde aux dépens du pygidium et *scissiparité proprement dite* le processus qui sépare un zoïde de 7 soies ou plus en deux zoïdes de 3 à 5 soies. Le bourgeon pygidial est bien un bourgeon. L'étude histologique que nous en avons faite et que nous donnerons dans une prochaine publication montre en effet que ce petit individu possède d'emblée 8 paires de follicules sétigères au moment où il se sépare physiologiquement de la souche Z. De ces 8 follicules ce sont les antérieurs les plus avancés et la zone de scissiparité est manifestée extérieurement quand les soies du premier faisceau ont percé l'ectoderme ; c'est ce que nous désignons par " première soie du bourgeon pygidial ".

Nous désignerons par Z un individu à 4 soies, capable de donner un bourgeon pygidial et par b ce bourgeon pygidial qui grandira progressivement de façon à acquérir 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 et 8 soies pour offrir à ce moment une zone de scissiparité derrière la 4^e ou la 5^e soie. Il en résulte la formation au dépens de b de deux zoïdes : un antérieur de 4 ou 5 soies qui sera un individu Z et un zoïde postérieur de 3 à 4 soies que nous appellerons a, celui-ci s'accroîtra progressivement de façon à redonner un individu à 7-9 soies c'est-à-dire un b. Ce zoïde a évoluant vers b sera appelé a → b. 7-9.

LOIS DE LA SCISSION.

A. — D'après ce qui vient d'être dit, le bourgeonnement pygidial de Z et la scissiparité de b se schématisent selon la loi suivante :



Tel est l'ordre de succession de la scissiparité vraie et du bourgeonnement pygidial c'est-à-dire ce que DEHORNE appelle scissiparité lente et scissiparité hâtive. De plus, nous insistons sur le fait que la scissiparité vraie que nous avons définie précédemment ne répond pas exactement à la scissiparité lente puisqu'elle se présente dans un zoïde incomplet au point de vue de la région céphalo-pharyngienne ; nous y reviendrons dans nos conclusions.

Enfin un individu Z né par scissiparité vraie et possédant 4 soies qui sont 4 soies poststomacales n'accroît plus jamais le nombre de ses soies pygidiales, il complète la région céphalo-pharyngienne, acquiert les soies pharyngiennes, mais ne possèdera jamais plus de 4 soies poststomacales. La prolifération du pygidium entraîne non un allongement du zoïde mais la formation d'un bourgeon pygidial.

B. — Considérons le premier zoïde de la chaîne mesurée le 18. Il présente 4 soies et pendant 10 jours il se maintient toujours à cet état : c'est un individu Z. Ce zoïde donne le 19 et le 23 un bourgeon pygidial b de 1 soie.

Le second zoïde mesuré le 18, présente 2 soies et ce nombre s'accroît de jour en jour : ce ne peut être qu'un b. Le 23, il a 9 soies et une zone de scissiparité sépare les deux individus : un zoïde Z (5-920) qui au cours des jours suivants montrera toujours 5 soies et donnera même un bourgeon pygidial le 26, et un individu a → b (4-240) qui après accroissement montre une nouvelle scissiparité le 27.

Le troisième zoïde, mesuré le 18 présente 6 soies ; le 19, il en a acquis 9 et à ce moment apparaît la zone de scissiparité derrière la 4^e soie. L'individu en question peut être un zoïde b semblable au 3^e individu de la chaîne du 22 (7-1000) ou un individu a → b semblable au 6^e individu de la chaîne du 26 (6-500).

La première loi n'est donc pas suffisante pour nous permettre de décider dans cette alternative, la désignation du 3^e zoïde de la chaîne initiale.

Nous devons signaler une accélération régulière dans l'apparition du bourgeon pygidial qui nous amène à une seconde observation importante.

En effet, un zoïde Z isolé lors d'une scissiparité vraie ne donne son premier bourgeon pygidial que lorsque le zoïde a qui le suit a acquis au moins 6 soies, c'est-à-dire lorsque a s'est transformé en b. 6, b. 7, ou b. 8.

Mais à partir du second bourgeon la scissiparité pygidiale se produira dans l'individu Z dès que le bourgeon pygidial immédiatement précédent aura acquis 4 soies seulement.

Exemples :

1) Si l'on considère le 4^e zoïde de la chaîne du 26, on constate que c'est un individu Z présentant 5 soies et qu'il donne un bourgeon pygidial de 1 soie alors qu'il est suivi d'un zoïde à 6 soies. Or ce

dernier est un zoïde $a \rightarrow b$, car si nous nous reportons à la chaîne du 23, nous constatons que ce jour une zone de scissiparité a séparé un individu Z antérieur et un $a \rightarrow b$ postérieur, correspondant aux zoïdes envisagés. C'est-à-dire que le 26, le zoïde Z . 5 donne son premier bourgeon pygidial et cela lorsque $a \rightarrow b$ qui le suit a 6 soies.

2) Le 10^e zoïde de la chaîne du 21 présente 4 soies et montre un bourgeon pygidial de 1 soie alors que l'individu qui le suit présente 7 soies. En nous reportant à la chaîne du 19, nous voyons que le premier est un Z . 4 et le second un $a \rightarrow b$.

3) Si l'on considère le 9^e zoïde de la chaîne du 25, on constate que c'est un individu à 4 soies et qu'il donne un bourgeon pygidial de 1 soie alors que l'individu qui le suit a 8 soies. Or si nous nous reportons à la chaîne du 22, nous pouvons constater que l'individu en question à 4 soies est un zoïde Z et que l'individu à 8 soies est un $a \rightarrow b$ provenant tous deux d'une scissiparité.

4) Dans le tableau I, le 19, le premier zoïde donne un bourgeon b alors que le bourgeon qui le suit et qui est encore un bourgeon pygidial a 4 soies. Le 23, ce même premier zoïde Z donne un nouveau bourgeon pygidial quand le bourgeon issu le 19 présente 5 soies.

5) Le 24, le 6^e zoïde qui est un Z . 4 présente un bourgeon pygidial de 1 soie alors que le bourgeon donné le 21 par ce même zoïde a 4 soies.

6) Dans le tableau II on retrouve des cas semblables : par exemple le 7^e individu de la chaîne du 25 donne un bourgeon pygidial de 1 soie quand le bourgeon issu de ce même zoïde le 21 présente 5 soies.

* * *

Enfin il faut constater que le dernier zoïde de toute chaîne est un $a \rightarrow b$. Les chaînes se coupent toujours au niveau d'un $a \rightarrow b$ puis ultérieurement la croissance détermine toujours la formation d'un $a \rightarrow b$ dans le pygidium libre.

Exemples : si l'on considère le tableau I, la chaîne du 19 se termine par un $a \rightarrow b$ produit par scissiparité ce jour-là. Le 20, la chaîne s'est coupée en deux au niveau du 9^e zoïde qui est un $a \rightarrow b$ produit par scissiparité le 19.

Le 22, la chaîne se coupe à nouveau au niveau du 7^e zoïde qui est un $a \rightarrow b$ produit ce jour-là par scissiparité.

Le 27, elle se coupe au niveau du 7^e individu qui est un $a \rightarrow b$ produit ce jour-là par scissiparité.

Si l'on examine le pygidium libre de la chaîne du 22, on voit que le 23 le dernier individu est un $a \rightarrow b. 7$, le 24 également, le 25 c'est un $a \rightarrow b. 8$ et le 26 une zone de scissiparité est apparue et le dernier individu est à présent un $a \rightarrow b. 4$, le 27 c'est un $a \rightarrow b. 5$.

Dans le tableau II, la chaîne du 20 se termine par un $a \rightarrow b. 5$ produit par scissiparité le 19 (voir tableau I, dernier individu du 19), le 21, le dernier individu est un $a \rightarrow b. 7$ et le 22, la scissiparité apparaît et le dernier zoïde est un $a \rightarrow b. 4$, qui deviendra $a \rightarrow b. 5$ le 24, $a \rightarrow b. 6$ le 25 et le 26.

* * *

D'après ces lois, il nous est possible de dénommer les individus d'une chaîne quelconque.

Reprendons l'exemple de la chaîne initiale du 18.

Nous avons vu que le premier individu (4-4000) est un zoïde Z .

Incontestablement, le second zoïde qui s'accroît pour présenter 3, 4, 6, 7 soies est un b (bourgeon pygidial).

L'alternative devant laquelle nous nous trouvions à propos du 3^e individu se résoud aisément : c'est un b . En effet, le premier individu Z est suivi d'un bourgeon pygidial de 2 soies, lorsque le 3^e individu a 6 soies ; c'est-à-dire que, lorsque ce bourgeon pygidial avait 1 soie, lors de son apparition, le 3^e zoïde en question devait avoir au maximum 5 soies. Or en vertu de la 2^e loi, si le 3^e zoïde était un $a \rightarrow b$ il aurait au moins 6 soies lors de l'apparition d'un bourgeon pygidial de Z , il faut donc en conclure, que le 3^e zoïde est non un $a \rightarrow b$ mais un b , c'est-à-dire un bourgeon pygidial formé avant le bourgeon pygidial actuel de 2 soies.

Ceci est confirmé par l'observation des trois premiers individus de la chaîne du 26 (4-4000, 2-240, 6-700) ; le premier est un Z incontestablement, le second est un individu b détaché de Z le 23, le troisième est un individu b détaché de Z le 19. Ces trois individus sont en tous points semblables aux trois premiers individus de la chaîne du 18 : ceux-ci sont donc : $Z, b. 2, b. 6$.

Le 4^e individu de la chaîne du 18 est un $Z. 5$. Il présente en effet tous les jours le même nombre de soies et donne des bourgeons pygidiaux.

Le 6^e individu est un $a \rightarrow b. 6$ en vertu de la deuxième loi puisque, alors qu'il présente 6 soies, le zoïde qui le précéde n'a pas encore montré un bourgeon pygidial.

Le 7^e individu est un *Z.*, car au cours des observations journalières il présente toujours 4 soies.

Le 9^e individu est un *b.* 3 qui s'accroît de jour en jour.

Enfin le 10^e individu est un *a* → *b.* 7 en vertu de la troisième loi disant que tout pygidium libre normal est un *a* → *b.*

* * *

Nous pouvons donc remplacer les tableaux I, II et III par le tableau général IV (voir pages 130 et 131) en indiquant chaque individu par la lettre correspondant à la nomenclature donnée, lettre suivie d'un indice indiquant le nombre de soies.

Il nous est donc permis pour une chaîne quelconque de dénommer et de prédire l'origine et la génération de chacun des zoïdes.

De plus il est possible de recouper nos interprétations par des observations ultérieures consignées dans le tableau I.

Les trois premiers individus de la chaîne du 18 proviennent d'un *Z.*; en effet, on retrouve une suite identique le 26 (trois premiers individus : *Z.* 4, *b.* 2, *b.* 6), or cette suite provient d'un *Z.* 4 (le 18) qui a donné un *b.* 1 (le 19) puis un nouveau *b.* 1 (le 23).

Le 4^e et le 5^e individu du 18 proviennent d'un *a* → *b*; en effet les deux derniers individus du 25 (tableau II) sont semblables et si nous remontons le tableau jusqu'au 22 on voit que ces deux individus sont apparus par scissiparité d'un *a* → *b.* 7.

REMARQUES.

Ces lois de la reproduction asexuelle des *Chaetogaster* ne sont pas absolument rigides et il peut se présenter des accélérations dans le bourgeonnement.

Par exemple le 6^e individu de la chaîne du 18 (*Z.* 4) présente déjà un bourgeon pygidial de 3 soies alors que le zoïde *a* → *b* qui le suit n'a que 7 soies.

Le 23, le 6^e individu *Z.* 4 donne un bourgeon de 1 soie alors que le bourgeon qu'il a donné précédemment ne présente que 3 soies.

De même il peut y avoir des ralentissements dans la croissance des bourgeons : ainsi le 21, le 9^e individu de la chaîne donne un bourgeon de 1 soie, le lendemain ce bourgeon aura 2 soies, le surlendemain il en aura 3 puis il reste trois jours à cet état avant de montrer une 4^e soie.

Un cas plus typique encore est celui du bourgeonnement du 6^e individu de la chaîne du 23; ce jour il donne un bourgeon de 1 soie qui reste à cet état jusqu'au 26 et le 27 montre brusquement 3 soies.

TABLEAU IV

	18	19	20	21	22
Z4		Z4 b1	Z4 b2	Z4 b2	Z4 b4
b2		b4	b6	b6	b7
b6		Z4 a → b5	Z4 b6	Z4 b6	Z4 b3 Z4 a → b6
Z5		Z5 b2	Z5 b4	Z5 b5	Z5 b2 b6
a → b6		Z4 a → b3	Z4 b6	Z4 b1 b7	Z4 b2 Z4 a → b5
Z4		Z4 b1	Z4 b2	Z4 b3	Z4 b1 b4
b3		b4	b6	b7	Z4 a → b5
a → b7		Z4 a → b5	Z4 b6	Z4 b7	Z4 b3 Z5 a → b4

23	24	25	26	27
{ Z4 b1 b4	Z4 b1 b5	Z4 b1 b6	Z4 b2 b6	Z4 b3 b7
{ Z5	Z5	Z5	{ Z5 b1	Z5 b2
{ a → b4	b5	b5	b6	{ Z5 a → b4
{ Z4 b1 b3	Z4 b1 b4	Z4 b1 b5	Z4 b1 b5	Z4 b3 b6
Z4	Z4	Z4	{ Z4 b1	Z4 b2
b7	b7	b8	{ Z4 a → b4	Z4 b6
—	—	—	—	—
Z5 b2	Z5 b2	Z5 b3	Z5 b3	Z5 b4
b7	b7	b8	b8	{ Z4 a → b4
Z4 b3	Z4 b3	Z4 b3	Z4 b4	Z4 b4
Z4 b5	Z4 b5	Z4 b6	Z4 b6	Z4 b6
—	—	—	—	—
Z4 b2	Z4 b2	Z4 b3	Z4 b4	Z4 b5
b6	b7	b7	b7	{ Z4 a → b4
Z4	{ Z4 b1	Z4 b2	Z4 b2	Z4 b3
b6	b6	b8	b8	{ Z5 a → b5
—	—	—	—	—
Z4 b3	Z4	{ Z4 b1	Z4 b1	Z4 b2
Z5 b4	b3	b5	b5	b6
b5	Z5	Z5	Z5	Z5
b4	b5	b6	b6	b6

Des exemples semblables se retrouvent pour les individus $a \rightarrow b$:

Le 11^e individu de la chaîne du 21 est un $a \rightarrow b$. 7, le lendemain il présente une scissiparité et donne Z. 4 et $a \rightarrow b$. 5, ce dernier zoïde reste trois jours à cet état, présente une 6^e soie le 25, puis reste à nouveau stationnaire.

En résumé on se trouve donc en présence d'un développement qui n'est pas régulier mais qui subit des à-coups. Peut-être ceux-ci sont-ils dus à la culture : nourriture, aération.

Les variations aux règles que nous avons formulées montrent donc que la dénomination des zoïdes telles que nous l'avons faite précédemment n'est qu'approximative. Elle ne peut être définitive que par l'observation de la croissance et de l'évolution de la chaîne pendant plusieurs jours.

Examinons à présent le développement d'un individu Z depuis le moment où il est produit par scissiparité.

Nous consignerons les résultats des mesures dans un tableau en indiquant le n° de l'individu permettant de le retrouver sur la planche V, la longueur totale, l'espace précédent la 1^e soie appelé espace présétigère, l'espace moyen entre chaque soie appelé espace intergétigère, l'espace suivant la dernière soie appelé pygidium et, s'il y a lieu, la longueur du bourgeon b . 1 qui suit le zoïde envisagé.

1) Au moment où l'individu Z apparaît lors de la scissiparité.

b { Z
a → b

N°	Long. totale	Esp. prését.	Esp. interset.	Pygidium
14	900	100	200	200
18	700	60	160	40
23	800	140	200	120
69	620	100	200	60
62	800	100	200	100
74	1000	200	240	120
83	920	160	180	60
78	1020	120	240	60
170	580	180	160	40
194	700	60	160	40
205	1040	140	220	100
217	900	120	200	60

En moyenne l'individu *Z* a 830 microns de longueur, l'espace intersétigère est plus grand que le présétigère ou que le pygidium.

2) Au moment où le zoïde donne un bourgeon pygidial pour la première fois.

N°s	Long. totale	Esp. prését.	Esp. intersét.	Pygidium	Bourgeon pygidial
—	—	—	—	—	—
42	1120	300	240	100	200
48	1000	180	260	60	200
54	1240	300	300	100	200
124	1200	300	300	100	120
139	920	160	240	40	160
162	1280	320	240	120	80

En moyenne, l'individu *Z* a 1100 microns de longueur totale, l'espace présétigère a cru et est plus grand que l'intersétigère; autrement dit il y a eu non seulement croissance puisque les espaces intersétigères sont plus grands que dans le tableau précédent (dans le tableau I, la moyenne est de 180 microns, ici elle est de 260) mais la régénération est considérable pour l'espace présétigère céphalo-pharyngien. C'est le moment où la tête se reconstitue. Au contraire le pygidium semble être raccourci, mais ce raccourissement n'est du qu'au phénomène de scissiparité qui isole de la région antérieure du pygidium un bourgeon pygidial d'une longueur moyenne de 160 microns.

3) Lorsque le zoïde donne un bourgeon pygidial de 1 soie pour la seconde fois.

N°s	Long. totale	Esp. prését.	Esp. intersét.	Pygidium	Bourgeon pygidial
—	—	—	—	—	—
16	2120	800	300	180	300
85	1680	700	300	60	160
155	2000	800	400	100	180

En moyenne l'individu a 2000 microns de longueur totale, il se présente comme un zoïde complet (pharynx avec soies, œsophage, intestin).

L'espace présétigère vaut environ 2 fois l'intersétigère. Le bourgeon pygidial de 1 soie a en moyenne 200 microns.

4) Lorsque le zoïde donne un bourgeon pygidial de 1 soie pour la troisième fois.

N°s	Long. totale	Esp. présent.	Esp. intersét.	Pygidium	Bourgeon pygidial
—	—	—	—	—	—
7	2800	1100	400	140	200
45	2700	1000	400	100	200
165	2440	1100	400	140	200

En moyenne l'individu a 2650 microns de longueur totale. L'espace présétigère vaut 2 1/2 l'espace intersétigère.

Le bourgeon pygidial de 1 soie a 200 microns.

5) Lorsque le zoïde donne un bourgeon pygidial de 1 soie pour la quatrième fois.

N°s	Long. totale	Esp. présent.	Esp. intersét.	Pygidium	Bourgeon pygidial
—	—	—	—	—	—
71	3800	1960	500	100	200

L'individu a 3800 microns de longueur. L'espace présétigère vaut 3 1/2 l'espace intersétigère.

Le bourgeon pygidial de 1 soie a 200 microns.

Un tel individu est précisément devenu à peu près ce qu'était le premier zoïde de la chaîne du 18.

Ces mesures permettent donc de vérifier la valeur de nos lois et de la nomenclature employée.

A ce moment l'individu *Z* est arrivé à l'état adulte, il ne grandira plus mais donnera toute une série de bourgeons pygidiaux. On peut dire que l'état adulte est atteint puisque les individus initiaux de nombreuses chaînes, mesurés au moment où ils présentent un bourgeon pygidial de 1 soie ont toujours une longueur moyenne voisine de 4000 microns.

Seule la mort de l'individu viendra mettre fin à ce processus de bourgeonnement.

* * *

Examinons ensuite le développement d'un individu *b*.

Nous avons vu que lorsqu'il montre 1 soie, il mesure généralement 200 microns. Il acquiert ensuite les soies suivantes à raison d'environ une par jour à 18°.

Lorsque *b* présente 7 à 8 soies, c'est-à-dire au moment où la scissiparité va apparaître derrière la 4^e soie, il a l'aspect suivant :

N°s	Long. totale	Esp. prését.	Esp. intersét. 4 premières soies	Esp. intersét. 4 dernières soies	Pygidium
53	1200	180	200	106	100
59	1000	140	153	86	60
174	1160	140	200	113	60
181	900	120	153	80	80

Avant de montrer la scissiparité, *b* a une longueur moyenne de 1065 microns. L'espace présétigère est plus petit que l'intersétigère des premières soies.

L'espace intersétigère des soies postérieures vaut la moitié environ de l'espace intersétigère des soies antérieures.

Le pygidium est plus petit que l'espace intersétigère des soies postérieures.

* * *

Examinons enfin le développement d'un individu *a* → *b*,

1) A : moment de sa formation par scissiparité, il présente l'aspect suivant :

N°s	Long. totale	Esp. prését.	Esp. intersét.	Pygidium
15	460	100	95	100
70	440	40	75	100
84	240	40	40	60
79	380	100	73	100
171	420	60	80	100
206	300	40	60	80
218	440	60	80	80

En moyenne *a* → *b* a une longueur de 385 microns. L'espace présétigère est plus petit que l'intersétigère et le pygidium est généralement plus développé.

2) Au moment où il a acquis 7-8 soies.

N°s	Long. totale	Esp. prését.	Esp. intersét. soies ant.	Esp. intersét. soies post.	Pygidium
10	1100	160	180	80	100
50	820	80	134	80	100
56	1060	80	153	106	200
141	960	80	140	80	100

En moyenne $a \rightarrow b$ 7.8 a une longueur de 1000 microns, c'est-à-dire voisine de la longueur de b 7.8. Ici encore, l'espace présétigère est plus petit que l'intersétigère des soies antérieures ; celui-ci vaut le double de l'intersétigère des soies postérieures ; mais le pygidium est plus grand que celui d'un b 7 → 8. Cela est dû à ce que les $a \rightarrow b$ mesurés constituent des pygidiums libres. En effet, un $a \rightarrow b$ 7 mesuré au moment où il se trouve au milieu d'une chaîne montre un pygidium de 40 microns.

* * *

Il résulte de ces mesures que la scissiparité d'un zoïde b ne se produit que quand ce dernier ayant acquis 7 à 8 soies présente une longueur moyenne de 1065 microns. Cette scissiparité isole un zoïde Z de 830 microns de longueur moyenne et un zoïde a de 385 microns.

Le zoïde Z , avant de produire son premier bourgeon pygidial, allonge ses espaces intersétigères, mais surtout subit un accroissement antérieur présétigère de telle sorte que le premier bourgeon pygidial apparaît lorsque Z a atteint 1100 microns. Le zoïde Z mesure en moyenne 2000 microns lorsqu'il donne son second bourgeon pygidial, il mesure 2650 microns lorsqu'il donne son troisième bourgeon pygidial, enfin il mesure 3800 microns lorsqu'il donne son quatrième bourgeon pygidial, puis il ne croît plus.

Par contre a subit un allongement postérieur et grandira de 385 microns à 985 microns par formation de nouvelles soies avant d'avoir la possibilité de présenter une scissiparité derrière la 4^e paire de faisceaux de soies. Cette scissiparité donne un individu Z antérieur de 835 microns et un individu a postérieur de 385 microns et ainsi de suite.

On peut résumer ceci en fonction de la première loi :

$b - 1065$	$\left\{ \begin{array}{c} Z - 830 \\ \quad \left\{ \begin{array}{c} Z - 1100 \\ \quad \left\{ \begin{array}{c} 2000 \\ \quad \left\{ \begin{array}{c} 2650 \\ \quad \left\{ \begin{array}{c} 3800 \\ 200 \\ \quad 200 - 1065 \end{array} \right. \end{array} \right. \end{array} \right. \end{array} \right. \end{array} \right. \end{array}$	$200 - 1065$	$200 - 1065$
	$a \rightarrow b$ 385 → 985	$\left\{ \begin{array}{c} Z - 830 \\ a \rightarrow b 385 \rightarrow 985 \end{array} \right\}$	830

Si nous appliquons à ce tableau les désignations de la nomenclature, il nous est possible de recouper nos interprétations initiales et par conséquent de vérifier leur validité.

Or les derniers chiffres de ce tableau nous donnent :

3800	—	Z
200	—	b
1065	—	b
1065	{	Z
	{	a—b
1065	{	Z
	{	a—b

ce qui est absolument conforme aux désignations que nous avons faites a propos de la première chaîne observée le 18 d'après les règles formulées (tableau IV).

* * *

CONCLUSIONS.

L'examen journalier de *Chaetogaster diaphanus* maintenu en culture isolée a permis de distinguer deux processus de reproduction asexuelle déjà signalés d'ailleurs par les auteurs et notamment par L. DEHORNE à savoir une scissiparité lente et une scissiparité hâtive. Cependant nos définitions de ces deux modes de reproduction asexuelle chez *Chaetogaster* ne correspondent pas exactement à celles qu'en a donné L. DEHORNE. D'après nos observations, un *Chaetogaster* présente une scissiparité vraie et un bourgeonnement pygidial selon les lois que nous avons énoncées au cours de notre travail.

Tout zoïde de 7 à 8 soies, qu'il soit complet ou non quant à l'organisation de sa région présétigère, et que nous dénommons individu *b* subit un vraie scissiparité derrière la 4^e paire de faisceaux de soies poststomacales, en un zoïde antérieur que nous dénommons *Z* et un zoïde postérieur que nous appelons *a*. L'individu *Z* muni de 4 paires de faisceaux de soies poststomacales subit un accroissement antérieur pharyngien et céphalique, qui le mène à la régénération d'un *Chaetogaster* typique, mais il ne s'accroît plus postérieurement. En effet son pygidium tout en conservant un grand pouvoir de prolifération, réalise en fait un bourgeon pygidial muni d'emblée de 8 paires de follicules de soies poststomacales mais qui s'isolera de *Z* par une

scissiparité hâtive dès que les soies du premier follicule auront percé l'ectoderme. Le bourgeon pygidial s'isole physiologiquement de Z par une zone de scissiparité avec une seule paire de soies visibles. C'est un zoïde b qui croîtra jusqu'à ce qu'il ait les 8 paires de faisceaux de soies ; à ce moment il subira derrière la 4^e paire de faisceaux de soies une scissiparité qui le partagera de nouveau en un individu Z et un individu a .

L'individu a , né par scissiparité vraie du zoïde b , possède 3 ou 4 paires de faisceaux de soies, mais il s'allonge, grandit, et finit par acquérir 7 à 8 paires de faisceaux de soies, il est devenu un zoïde b dont nous connaissons la destinée.

* * *

Ce que nous dénommons scissiparité vraie n'est donc pas à proprement parler la scissiparité lente que considérait DEHORNE. La scissiparité lente isole un zoïde postérieur d'un zoïde antérieur souche normal, complet, typique. Or la scissiparité vraie se produit dans des individus incomplètement constitués, dépourvus de toute région céphalopharyngienne ainsi que le montrent nos tableaux et les mesures correspondant à la croissance (tableaux I, II, III). La scissiparité vraie se fait dès qu'un zoïde possède 8 à 9 paires de faisceaux de soies poststomacales que ce zoïde soit ou non pourvu de sa région céphalopharyngienne. De plus la scissiparité lente ne se produit qu'une fois dans une chaîne selon DEHORNE. D'après nos observations la scissiparité vraie se répète autant que le bourgeonnement pygidial. Il reste à vérifier si la scissiparité vraie ainsi que nous l'avons définie correspond bien à la première scissiparité du zoïde issu de l'œuf ce que nous nous efforçons de faire. Si nos prévisions se vérifient, le zoïde initial doit se scinder par une scissiparité vraie pour la première fois dès qu'il a acquis 7 à 8 soies poststomacales c'est-à-dire réalisé en fait ce que nous avons dénommé un $b.7$, $b.8$.

* * *

Il est à remarquer donc que le zoïde antérieur Z provenant d'une scissiparité ne s'allonge plus postérieurement. Il émet des bourgeons pygidiaux derrière la 4^e paire de faisceaux de soies poststomacales. Le bourgeon pygidial est formé dès que le zoïde postérieur à Z a 6 ou 7 soies. Les autres bourgeons pygidiaux s'isoleront physiologiquement de Z dès que les bourgeons pygidiaux antécédants auront acquis

4 soies. Enfin toute chaîne de *Chaetogaster diaphanus* se termine toujours par un zoïde $a \rightarrow b$ qui subira une scissiparité vraie.

Il faut remarquer que le bourgeon pygidial n'est qu'une forme accélérée de la scissiparité proprement dite. Le bourgeon pygidial quoique réduit à l'espace d'un segment et n'offrant pas une longueur excédant 200 microns, renferme ainsi que nous le montre l'examen histologique 8 paires de follicules de soies. Il n'en est pas moins distinct de la scissiparité telle que nous la présente l'individu b de 7 à 8 soies et d'une longueur de 1100 microns,

Nous réservons pour une prochaine publication, l'étude histologique de la régénération consécutive à la scissiparité vraie et au bourgeonnement pygidial. Mais dès maintenant une seconde remarque s'impose. Les zoïdes antérieurs Z , munis de 4 paires de faisceaux de soies et issus de la scissiparité vraie ne s'accroissent jamais postérieurement. Ils présentent une régénération intense des régions pharyngienne et céphalique mais le pygidium ne parvient jamais à augmenter le nombre de soies poststomacales présentes au moment de la scissiparité. Un individu Z conserve toujours le même nombre de soies. Tout se passe donc comme si la prolifération incessante — et l'on peut dire indéfinie — du pygidium ne parvenait pas à s'intégrer à l'organisation du zoïde en question, c'est-à-dire que les éléments de cette prolifération pygidiale ne subissent plus la coordination de l'ensemble du zoïde ; ils leur échappent de telle sorte que quand l'organogénèse consécutive à cette prolifération pygidiale s'ébauche sous la forme de 8 follicules sétigères, ceux-ci s'individualisent pour leur propre compte et se séparent physiologiquement et organogénétiquement du zoïde Z sous l'aspect d'un bourgeon pygidial.

Ce phénomène s'expliquerait si l'on tient compte de la conception de l'axial gradient de CHILD. De la région céphalique, zone de dominance, s'exerce une action inhibitrice coordinatrice, organisatrice, qui va en décroissant et s'efface ou devient inopérante derrière la 4^e paire de faisceaux de soies. Cette région qui s'étend derrière la 4^e paire de faisceaux de soies se trouverait ainsi dans ce que CHILD a appelé l'isolement physiologique, zone où la masse pygidiale se crée à elle-même un axial gradient qui neutralise celui du zoïde Z et oriente l'organogénèse d'un zoïde nouveau : le bourgeon pygidial. C'est d'ailleurs derrière le 4^e faisceau de soies que se manifeste habituellement la scissiparité vraie : c'est une zone d'isolement physiologique.

Auteurs cités.

1. CLAUS (1860). — Ueber die ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Chaetogaster* (*Würzburger Naturwissenschaftliche Zeitschrift*, I, 1860).
 2. DEHORNE L. (1916). — Les Naidimorphes. (*Archives de zoologie expérimentale et générale*, 56, 1916-18),
 3. GALLOWAY (1899). — Observations on non-sexual reproduction in *Dero vaga*. (*Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, vol. XXXV, n° 5).
 4. KORSCHELT und HEIDER (1910). — *Ungeschlechtliche Fortpflanzung und Regeneration*.
 5. MICHAELSEN (1909). — *Die Süßwasserfauna Deutschlands. Oligochaeta und Hirudinea*.
 6. MÜLLER (1771). — *Von Würmern des süßen und salzigen Wassers*.
 7. SCHULTZE (1849). — Ueber die Fortpflanzung durch Teilung bei Naïs proboscidea. (*Wiegmann's Archiv für Naturgeschichte*, 1849).
 8. STOLTE (1922). — Experimentelle Untersuchungen über die Ungeschlechtliche Fortpflanzung der Naïden. (*Zoologische Jahrbücher [Phys]*, Bd. 39).
-

EXPLICATION DE LA PLANCHE V.

Echelle : $\frac{12.5}{1}$

Entête des colonnes : date.

Lignes verticales épaisses : chaines de *Chaetogaster*.

Traits horizontaux : zones de scissiparité.

Traits obliques : soies.

18 Janvier	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1	11	25	39	57	80	104	131	159	189
2	12	26	40	58	81	105	132	160	179
3	13	27	41	59	82	106	133	161	190
4	14	28	42	60	83	107	134	162	191
5	15	29	43	61	84	108	121	163	192
6	16	30	44	62	85	109	135	164	193
7	17	31	45	63	86	110	136	165	194
8	18	32	46	64	87	111	122	172	195
9	19	33	47	71	88	112	123	182	203
10	20	34	48	72	89	113	137	192	215
			49	73	90	114	142	195	216
			50	74	91	115	151	196	217
			52	75	92	116	152	197	218
			53	65	93	117	153	198	204
			54	66	94	118	154	205	219
			55	76	95	119	155	206	220
			56	77	96	120	156	207	221
			57	67	97	121	171	199	208
			58	68	98	122	157	200	222
			59	78	99	123	176	201	209
			60	69	100	124	147	202	210
			61	70	101	125	148	203	223
			62	71	102	126	158	204	
			63	72	103	127	178	205	
			64	73	104	128	188	206	
			65	74	105	129	146	207	
			66	75	106	130	157	208	
			67	76	107	131	177	209	
			68	77	108	132	148	210	
			69	78	109	133	178	211	
			70	79	110	134	188	212	