

# RÉGÉNÉRATION DES NÉPHRIDIES THORACIQUES DE *SABELLA PAVONINA* SAVIGNY (ANNÉLIDE POLYCHÈTE)

par

Noémi Koechlin

Laboratoire d'Anatomie et Histologie Comparées de la Faculté des Sciences de Paris  
et Station Biologique de Roscoff.

## Résumé

La régénération de la paire de néphridies thoraciques de *Sabella pavonina* Savigny commence par deux massifs symétriques d'origine mésodermique apparus au 4<sup>e</sup> jour d'existence du blastème. Du 4<sup>e</sup> au 7<sup>e</sup> jour s'établit un organe creux qui se différencie ensuite en néphrostome, branche ciliée, sac néphridien et canal excréteur. Ce dernier rejoint son symétrique et débouche à l'extérieur au 9<sup>e</sup> jour. Les multiplications cellulaires se font dans le coelome antérieur au néphrostome, dans le néphrostome et la branche ciliée et non dans le sac qui se forme par glissement des cellules antérieures. La couche néphridienne externe s'élabore au cours de la traversée des dissépinements successifs et aux dépens des cellules coelomiques qui leur sont arrachées. La croissance de la néphridie se termine au 60<sup>e</sup> jour environ, alors qu'elle occupe la totalité du thorax transformé (1).

## INTRODUCTION ET HISTORIQUE

La régénération offre, chez les Annélides Polychètes, un terrain d'étude constamment exploré depuis la fin du siècle dernier. Tout d'abord les manifestations extérieures du phénomène sont envisagées morphologiquement ; ainsi Vaney et Conte (1899), Iwanov (1906) et Vaney et Bonnet (1929) décrivent la transformation des soies et des parapodes au cours de la régénération antérieure chez *Spirographis spallanzani* Viviani. Vaney et Bonnet constatent en outre que la régénération réelle antérieure est d'étendue limitée et qu'elle s'accompagne d'une métamorphose *in situ* d'anciens segments abdominaux. Huxley et Gross (1934) nomment les deux régions ainsi définies « prothorax » et « thorax postérieur ».

---

(1) Après rédaction de ce mémoire, j'ai eu connaissance de celui de Mmes Herlant-Meewis et Nokin, intitulé : « Cicatrisation et premiers stades de régénération pygidiale chez *Nereis diversicolor* ». L'auteur y souligne que, si les phénomènes de cicatrisation et de réparation ont été bien étudiés en ce qui concerne les tissus endodermiques et ectodermiques, les interprétations sont plus incertaines quant au mésoderme.

Le présent travail se trouve apporter des précisions dans ce sens, sur la régénération intégrale d'un organe entièrement éliminé par l'intervention expérimentale.

Berril et Mees (1936) démontrent expérimentalement l'influence de la température et de la lumière sur le nombre de segments remaniés et dégagent la notion d'un « gradient » qui règle la réorganisation progressive de ceux-ci. Etudiant la morphallaxis chez *Sabella pavonina* Savigny, Abeloos (1954) examine la métamorphose progressive antéro-postérieure des segments abdominaux touchés par les remaniements ; il pose le problème du déterminisme d'un tel processus et du rôle de la tête et cherche à établir un rapport entre le nombre de segments transformés et la longueur de l'individu.

Bobin (1944, 1947) élucide par l'histologie la morphogenèse des soies de Polychètes et précise expérimentalement, chez les Sabelliens, le mécanisme de la transformation des parapodes et des soies, après ablation totale ou partielle du thorax.

Divers auteurs discutent, d'autre part, de la cicatrisation des plaies et de l'organisation de nouveaux feuillettes et recherchent l'origine et la destinée des cellules impliquées dans la régénération chez les Oligochètes ou les Polychètes. Découverts par Randolph (1892) chez *Lumbriculus variegatus* Gr., puis étudiés par Malaquin (1905) chez *Salmacina incrustans* Gr., les « néoblastes » sont considérés comme des cellules omnipotentes de la régénération.

Stéphan-Dubois (1934) décèle, chez les Oligochètes, la nature embryonnaire des néoblastes et leur rôle capital dans la régénération ; elle utilise les rayons X pour suivre leur migration.

La totipotentialité de ces cellules migratrices, riches en acide ribonucléique, ne parut pas douteuse. Stéphan-Dubois (1954) découvre, au sein de vers normaux, des néoblastes répartis métamériquement, prêts à émigrer en cas de blessure. Kreckler, dès 1923, parlait de « néoblastes quiescents ». Herlant-Meewis (1953) en trouve chez des espèces d'Oligochètes qui se multiplient normalement par voie asexuée ; elle préfère au terme de néoblastes celui de blastocytes, particuliers à chaque feuillet ; elle emploie la formule « d'action embryonnalisante du mésoderme ». De ce fait la tendance à généraliser la notion de néoblaste s'efface quelque peu.

En 1956, Stéphan-Dubois constate que dans la régénération de *Lumbriculus variegatus* Gr., le nouveau mésoderme est uniquement d'origine mésodermique et plus, en 1958, chez *Nereis diversicolor* O.F.M., elle voit des néoblastes mésodermiques migrants à l'origine de tous les feuillettes régénérés.

De son côté, Y. Thouveny (1959) ne trouve chez *Scoloplos armiger* O.F. Müller, que des feuillettes régénérés indépendamment les uns des autres, le nouvel ectoderme venant de l'ancien, etc.

En 1955, Abeloos considérait la migration des cellules de régénération comme un fait général chez les Polychètes, sans toutefois en connaître la portée exacte ; il avait relevé que cette migration s'accompagnait d'une hypertrophie cellulaire, d'un accroissement du nucléole et d'une forte basophilie du cytoplasme ; les cellules transformées pouvaient provenir de plusieurs feuillettes.

Les divers travaux de Scharrer, Herlant-Meewis, Hubl, Clark, Durchon, Avel et Thouveny mettent en évidence, à partir de 1937, à la suite de techniques opératoires et histochimiques, le rôle prépondérant du système nerveux et de la neurosécrétion dans la régénéra-

tion. De multiples études sont actuellement poursuivies sur la neuro-sécrétion chez les Annélides, chez des individus normaux ou en régénération.

Ce mémoire a pour but d'étudier l'origine et la néomorphogenèse des néphridies thoraciques de *Sabella pavonina* Savigny, au cours de la régénération antérieure, après ablation du thorax.

Lors de publications précédentes (Koechlin 1960, 1961), j'ai décrit en détail la topographie, l'anatomie microscopique, l'histocytologie et abordé l'histochimie de ces organes chez des individus normaux.

*Sabella pavonina* Savigny possède une seule paire de volumineuses néphridies occupant la longueur du thorax, plus un ou deux segments abdominaux ; chacune est repliée en U et possède son néphrostome propre, par contre un canal excréteur commun débouche à l'extérieur par un pore dorsal situé sous le panache. Leur topographie se voit déjà très bien chez une jeune néphridie régénérée de 15 jours (fig. 4 - V).

Considérons une néphridie à partir de son néphrostome cilié béant dans la première cavité coelomique : un canal cilié ou branche descendante allongée lui fait suite puis communique avec le large sac néphridien, boursoufflé, à parois minces et tapissé d'un épithélium fait de grandes cellules en massues. Le sac s'étend vers l'avant jusqu'au premier segment thoracique en formant la branche montante et se termine par un fin canal excréteur qui rejoint son symétrique avec lequel il conflue.

## MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Pour étudier la néoformation des néphridies de Sabelle j'ai amputé le thorax et deux segments abdominaux, en pratiquant une section nette en avant du dissépiment.

L'animal subit alors une double transformation : une épigenèse ou véritable régénération du panache, du segment prothoracique et du premier segment thoracique où s'établiront les massifs néphridiens primitifs. Parallèlement s'opère une métamorphose en thorax des premiers segments abdominaux (sept en moyenne). Dans cette région se logeront aussi les deux grandes néphridies.

Les individus opérés ont été fixés dès les premières heures de régénération pour situer le début de l'individualisation néphridienne. La première ébauche néphridienne est tardive, aussi les prélèvements ont ensuite été réalisés à partir du quatrième jour de régénération, toutes les douze heures pendant les quatre jours suivants et ensuite tous les deux jours, puis toutes les semaines ; le tout s'étalant sur deux mois.

La plupart des expériences ont été entreprises à la Station Biologique de Roscoff, aux mois de juillet, août et septembre. La durée de développement d'un blastème équivalent peut varier de 1 jour à 1 jour 1/2 selon les animaux ; leur taille et leur développement physiologique peuvent entrer en jeu.

De nouvelles expériences réalisées en janvier sur des Sabelles provenant de Roscoff et hébergées dans l'aquarium marin du Laboratoire de Paris ont demandé un temps plus long. Pour obtenir un blastème du type sept jours de juillet, il fallait attendre douze jours en janvier.

Les stades de régénération cités ici correspondent aux durées d'élevages faits à Roscoff.

Les Sabelles ayant régénéré naturellement un thorax se signalent par la présence d'un sillon thoracique externe médio-ventral, originellement abdominal ; j'ai choisi uniquement comme sujets d'expérience, des animaux normaux, sans trace de sillon copragogue thoraco-ventral.

Fixations : Bouin, Carnoy, Flemming. Colorations topographiques et réactions de Feulgen et de Unna Brachet.

Des opérations de blocage des mitoses ont été réalisées en immergeant des Sabelles 6 heures ou 8 heures dans de l'eau de mer colchicinée à 1/5.000.

### OBSERVATIONS PERSONNELLES

La régénération des néphridies thoraciques des Sabelles, inconnue jusqu'à ce jour, présente l'originalité de se situer à la fois dans un tissu nouveau en épigénèse, et dans un tissu ancien en morphallaxis.

La morphogénèse expérimentale des néphridies se partage en trois étapes, justifiées par l'entrée en jeu de transformations spéciales à chacune d'elles :

- a) Afflux de blastocytes mésodermiques vers la plaie et envahissement du blastème de régénération par le système nerveux ;
- b) Ebauche et organisation des néphridies ;
- c) Accroissement des néphridies dans le sens antéro-postérieur et traversée des dissépiments.

#### a) Colonisation du régénérat par des blastocystes migrants et par le tissu nerveux nouveau.

Dès les premières heures post-opératoires s'établissent les modalités de la cicatrisation proprement dite qui ne seront pas envisagées ici.

En même temps, le dissépiment abdominal antérieur se dilate par accroissement considérable de sa musculature dans la zone qui touche au tube digestif (fig. 1 - II, III). C'est l'exagération d'un dispositif représenté déjà mais plus discrètement chez les animaux normaux. Les feuillets coelomiques recouvrant les deux faces du dissépiment perdent leur aspect de chapelot ; leurs cellules se pédonculisent, s'étirent et s'échappent en direction de la plaie (fig. 1 - IV, V, VI, VII). Leur accumulation ne semble toutefois pas jouer un rôle fondamental dans la cicatrisation proprement dite.

Le détachement des cellules se propage sur l'ensemble du feuillet cœlomique du segment lésé par l'opération et intéresse la somatopleure et la splanchnopleure. D'autres cellules issues de la face postérieure du premier dissépiment antérieur, rejoignent aussi le blastème en glissant le long du tube digestif ; une solution de continuité existe en effet entre ce dernier et le dissépiment (fig. 4 - II). On peut voir aussi,

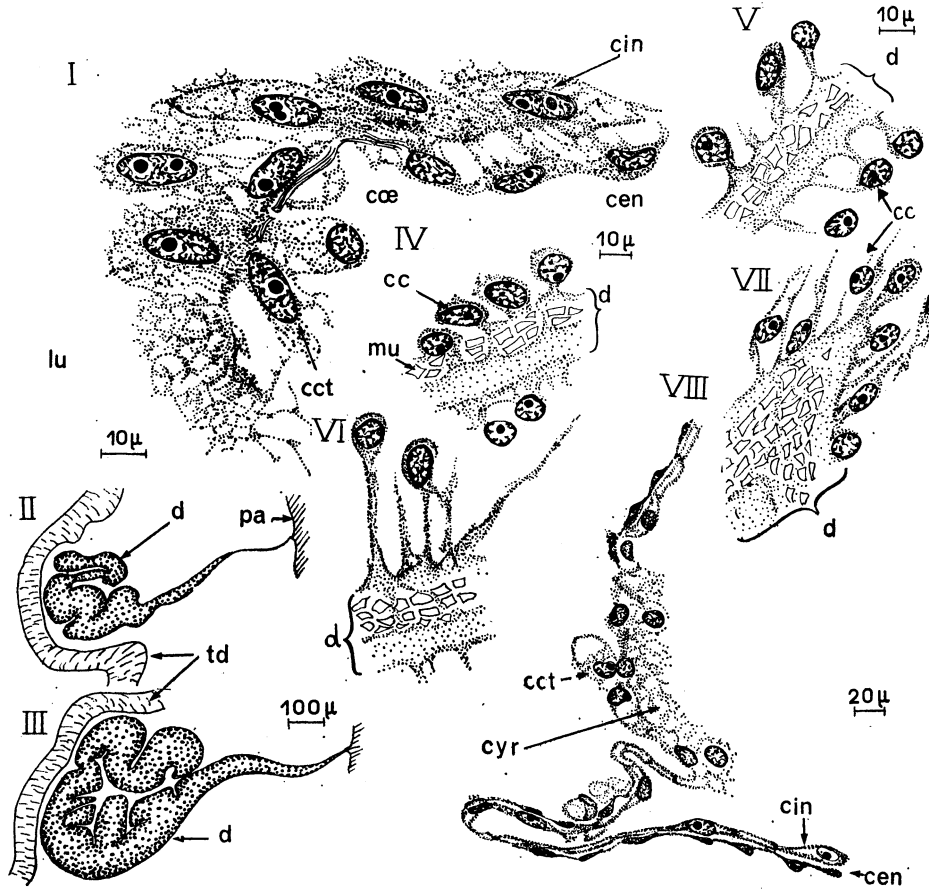


FIG. 1 : Jeunes dissépiments et paroi néphridienne.

I et VIII : parois du sac néphridien. - II à VII : dissépiments. - II et III : dilatation au cours des premières heures de la régénération. - IV, V, VI, VII : les cellules cœlomiques du dissépiment s'étirent, se détachent et se renouvellent. - IV, avant l'opération ; V, 2 heures après ; VI, 6 heures après ; VII, 24 heures après. - cc : cellules cœlomiques ; cct : cellule cœlomique transformée ; cen : cellule néphridienne externe ; cin : cellule néphridienne interne ; cœ : cœlome ; cyr : cytoplasme réticulé ; d : dissépiment ; lu : lumière ; mu : muscle ; pa : pariétopleure ; td : tube digestif.

mais rarement, des blastocytes immédiatement sous-jacents s'amasser et traverser, en profitant d'un point faible du dissépiment lésé par l'opération. Jamais, en tout cas, les blastocytes migrateurs ne proviennent de segments postérieurs à cette région. Thouveny (1963) a reconnu des faits semblables en examinant la migration cellulaire chez *Scoloplos armiger* O.F. Müller ; les blastocytes venaient tous du segment antérieur.

La face sectionnée des muscles latéraux offre une autre source des blastocytes migrants (fig. 4 - II) grâce à la différenciation de leurs cellules qui s'opère dès les premières heures suivant l'opération. Ce processus a été signalé par Clark (1959) chez *Nephtys cirrosa* Ehlers et *Nephtys hombergii* Audouin.

Parallèlement à l'acquisition de la mobilité, les blastocytes migrants deviennent très basophiles mais conservent une taille constante. Leur enrichissement en ribonucléines cytoplasmiques est progressif et synchrone au cours du détachement et de la migration. Je n'ai pas observé de grandes cellules privilégiées isolées ou groupées en îlots, ni chez l'animal en régénération, ni chez l'animal normal.

Le colmatage, puis le remplissage sous-épidermique du bourgeon, se poursuivent pendant quarante-huit heures ; durant cette période, des blastocytes s'échappent continuellement (fig. 1 - VII) de leur source principale, le disséminent ; ce dernier semble ne jamais épuiser son stock de cellules, aussi est-il probable que sa dilatation musculaire médiane s'accompagne de dédifférenciation cellulaire au profit de blastocytes.

Au début du troisième jour, le blastème bordé d'un épiderme mince et légèrement bombé est encombré de cellules pisciformes dont la provenance est parfois indiquée par la direction d'une mince queue cytoplasmique. Ces cellules autonomes ne constituent pas un tissu cohérent.

L'ancienne double chaîne nerveuse, déformée et étirée, empiète sur le blastème ; à partir de ses terminaisons épanouies en deux bouquets, se dégagent seulement deux à quatre minces faisceaux de fibres nerveuses qui, en longeant l'épiderme, gagnent presque l'extrémité antérieure du blastème. Vers le cinquième ou le sixième jour les nouveaux faisceaux nerveux s'isolent nettement des blastocytes environnants par une zone de cellules raréfiées qui trace un double cordon clair sous-épidermique (pl. I - I). Dans leur voisinage immédiat se forment des cellules du bouclier muqueux. Au cours du troisième jour, deux lacunes sanguines allongées s'installent sous la nouvelle chaîne nerveuse. Elles se dilateront et rejoindront dès le quatrième jour la lacune sanguine apicale.

#### b) Ébauche et organisation des néphridies.

Au début du quatrième jour, le nouvel épiderme se courbe en dôme et les deux lacunes sous-neurales, étalées dans la région apicale ventrale, communiquent. Elles coiffent l'extrémité étirée, encore aveugle, du tube digestif. A la fin du quatrième jour, deux plages foncées en forme de fuseau apparaissent symétriquement contre le tube digestif et sont logées à mi-chemin entre le nouvel épiderme et les tissus anciens (fig. 2 - I). L'évolution des deux ébauches étant synchrone, nous n'en décrivons qu'une. Le fuseau tranche sur le reste du blastème par sa teinte sombre (fig. 2 - III), due au tassement local des cellules. Ces cellules ont, par rapport à celles du blastème environnant, un cytoplasme plus important et un noyau dilaté. Elles forment un bloc d'aspect quiescent, alors que le tissu ambiant est mobile et incohérent. Le fuseau est mal délimité (fig. 2 - III) et il

existe des éléments de transition entre les cellules de l'ébauche et celles du voisinage.

Entre le quatrième et le cinquième jour, le fuseau est mieux circonscrit et plus volumineux (fig. 2 - II). Comme d'ailleurs dans le reste du blastème ; les mitoses y abondent maintenant.

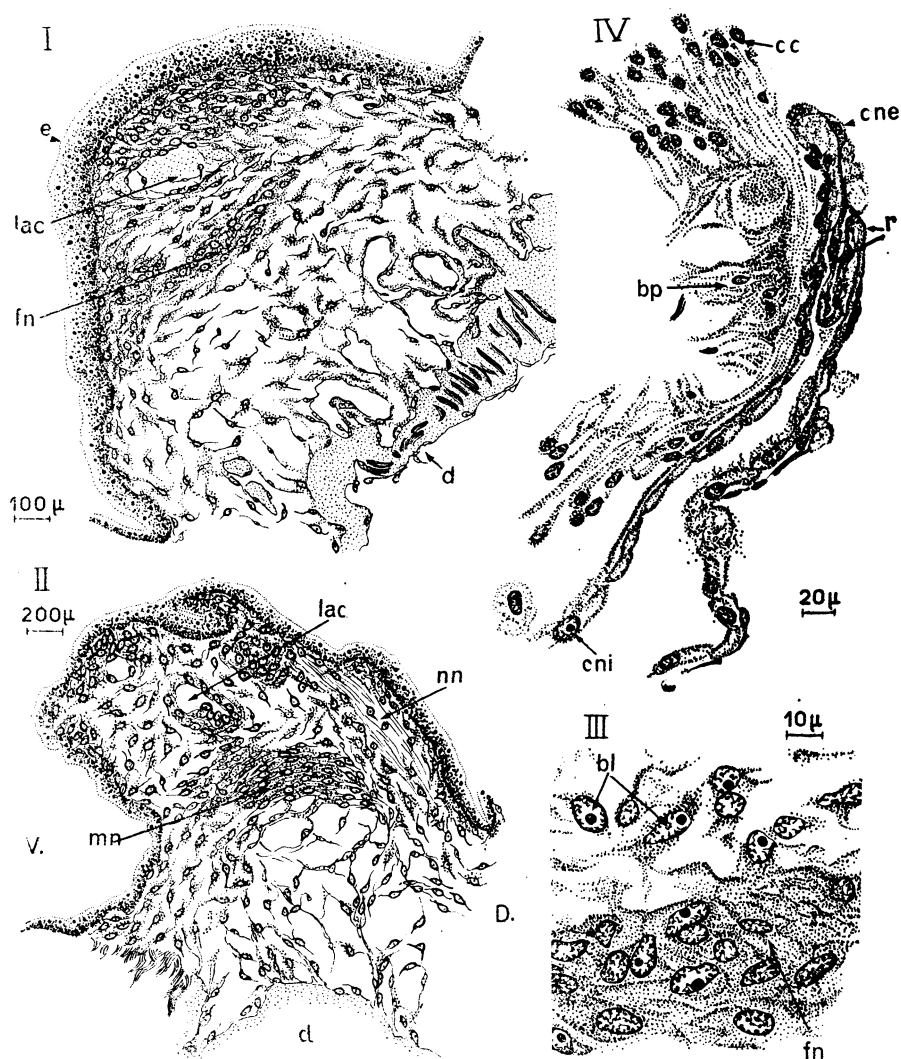


FIG. 2 : Blastèmes et sac néphridien.

I, II, III : blastèmes de régénération. - I : 4 jours ; II : 5 jours ; III : détails du fuseau ; IV : sac néphridien appliqué contre la somatopleure du bourgeon parapodial. - bl : blastocyte ; bp : bourgeon parapodial ; D : côté dorsal ; fn : fuseau néphridien ; lac : lacune sanguine ; mn : massif néphridien ; nn : nouveau système nerveux ; r : replis.

Malgré un accroissement du cytoplasme et du noyau, le rapport nucléoplasmique des cellules de l'ébauche a progressivement diminué. Leur orientation dorso-ventrale reste visible (fig. 2 - II). Au sixième

jour, le jeune massif se vacuolise ; les cellules s'écartent de place en place pour cerner de petits espaces à bords diffus et divisés par des effilochures cytoplasmiques (fig. 3 - I). Bientôt ces lacunes préliminaires confluent ; la cavité ainsi formée est plus ou moins partagée par des cordons festonnés ou des bouquets de cellules à contours nets dont les extrémités sont libres et flottantes (fig. 3 - II). Les cellules, individualisées au sommet, sont jointives à la base. Au bout de six jours trois quarts de régénération, donc deux jours après leur différenciation, les cellules bombées ont une taille quatre fois supérieure à celle des blastocytes voisins. Leur noyau est plus clair, à nucléole dilaté et leur orientation demeure dans l'ensemble dorso-ventrale (fig. 3 - II), comme dans le fuseau primitif. Le massif est souligné par une double rangée bordante de blastocytes aplatis. Seul son bord antérieur dorsal s'effiloche dans le blastème.

Au terme du septième jour de régénération, le massif se signale par deux caractéristiques du sac néphridien adulte : division partielle de la cavité par des cloisons incomplètes et présence de cellules piriformes directement assimilables aux cellules en massue, bien que leurs noyaux soient encore apicaux.

Pour comprendre l'évolution ultérieure de ce « sac néphridien primitif », il faut considérer un stade de 6 jours 1/2 où le blastème est très modifié et accru. A sa base (pl. I - II), entre le premier dissépiement et la face postérieure du sac néphridien primitif, les cellules très disjointes ne sont plus reliées entre elles que par de longs filaments ; elles cèdent ainsi la place à un grand espace correspondant à la première cavité cœlomique néoformée. De nombreuses petites lacunes persistent par contre à un niveau antérieur au sac néphridien et postérieur au cerveau embryonnaire. Cette zone lacunaire antérieure est dorsalement en relation avec le sac néphridien primitif (pl. I - II et fig. 3 - I).

Le percement du stomodeum effectué depuis le cinquième jour et l'élargissement de l'œsophage ont provoqué l'éloignement des deux ébauches néphridiennes qui sont indépendantes et privées encore du canal qui les unira plus tard.

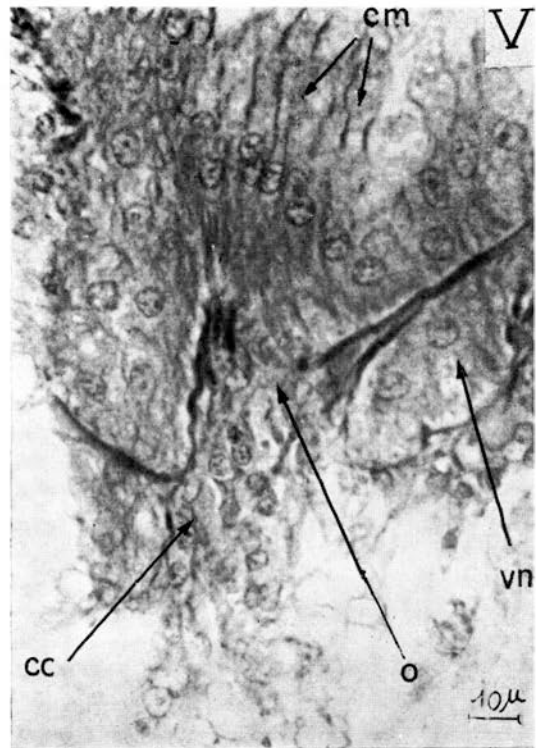
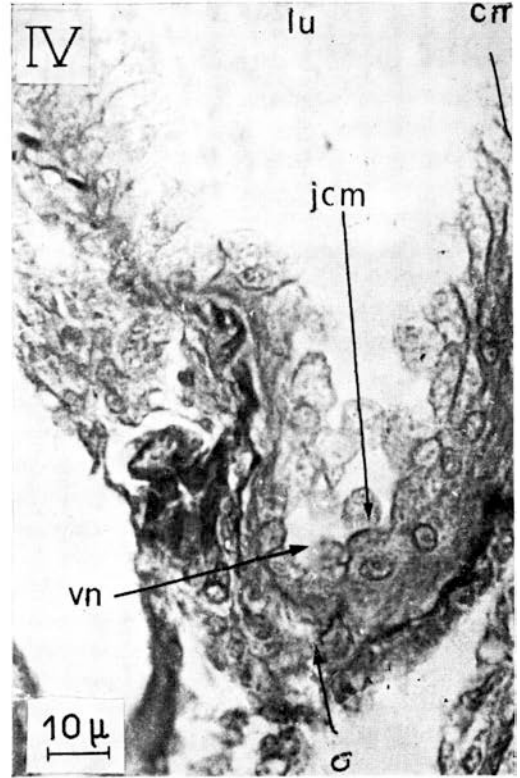
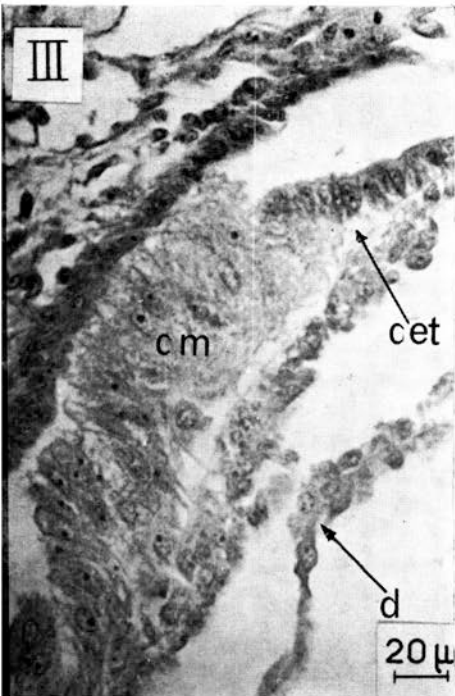
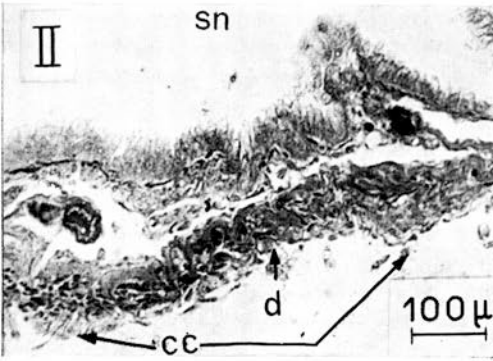
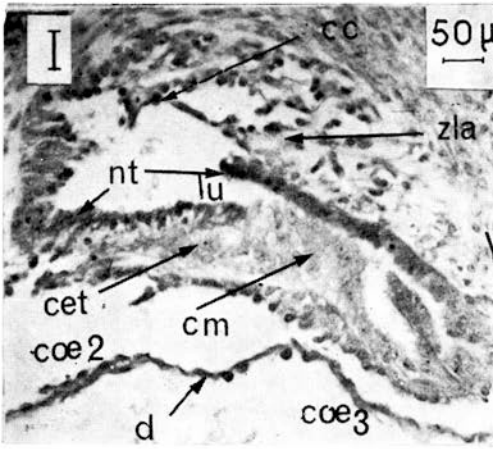
Au cours du sixième jour et au début du septième, l'extrémité antéro-dorsale de la jeune néphridie se précise ; les bords libres se garnissent de cellules pédonculées à noyau sombre de type épithélial cœlomique, en continuité avec le revêtement des premières lacunes supérieures (pl. II - I). On voit le sac néphridien communiquer largement avec le système lacunaire antérieur par le jeune néphrosome. Le système plurilacunaire antérieur équivaut au cœlome du segment de la tête ; c'est la première cavité cœlomique, située juste sous le cerveau. Les unités lacunaires augmentent en taille et nombre mais ne fusionnent pas lors de l'agrandissement de la tête. Le tapis

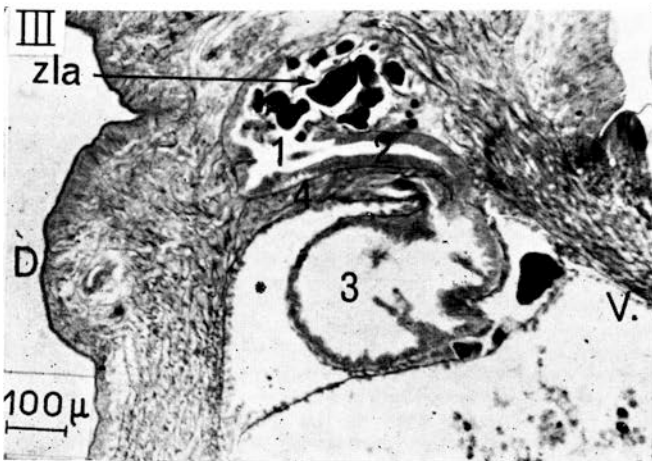
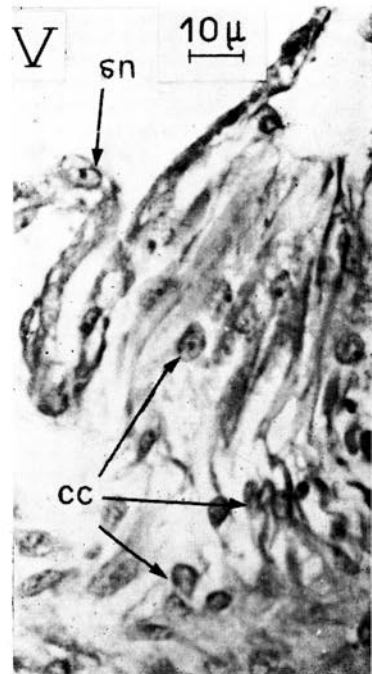
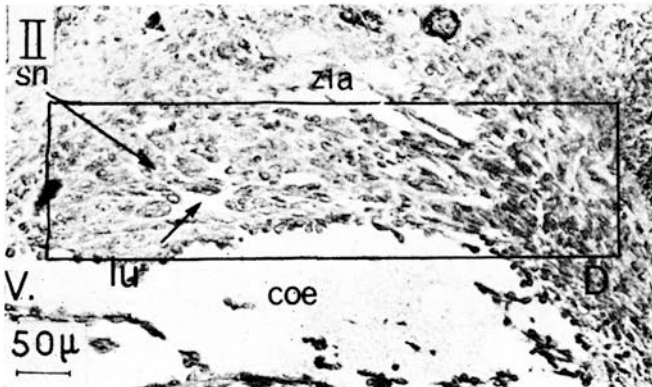
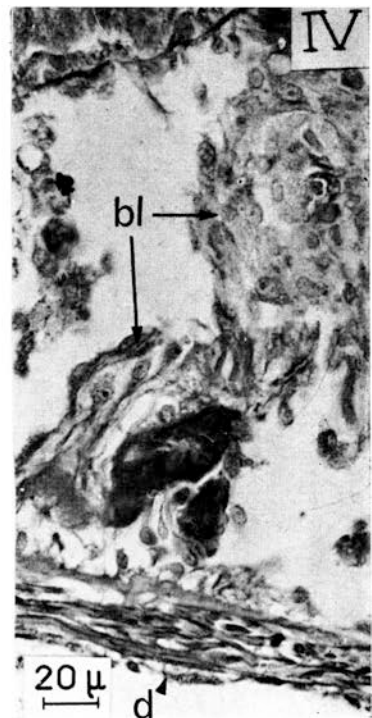
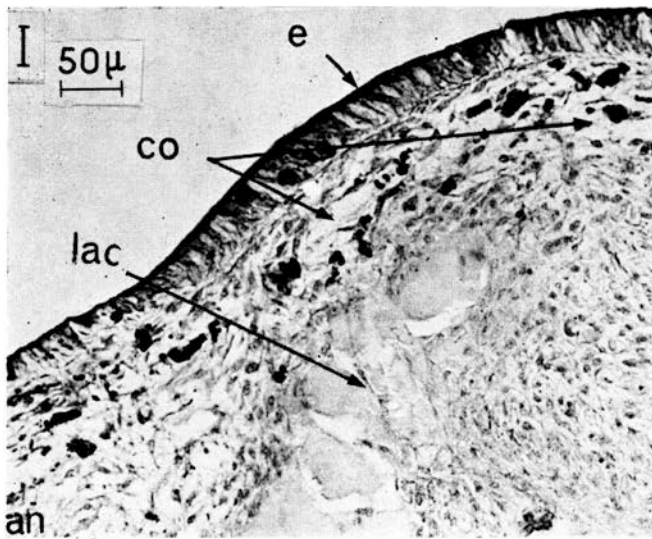
#### PLANCHE I

##### Régénération néphridienne et origine des cellules migratrices

I et III : blastèmes de régénération au 5<sup>e</sup> jour et au 9<sup>e</sup> jour. - II : sac néphridien de 6 jours 1/2, compris entre les deux cavités cœlomiques. - IV et V : blastocytes d'origine dissépiementaire. - co : cordon clair autour des minces faisceaux nerveux néoformés ; cœ : 1<sup>re</sup> cavité cœlomique néoformée ; sn : sac néphridien ; zla : zone lacunaire antérieure.







N. KOECHLIN

PLANCHE II

Organisation néphridienne et rapports entre cellules en massue et cellules coelomiques

I et III : néphridie de 7 jours. - II : dissépiment transformé au voisinage de la néphridie. - IV et V : relation entre les cellules coelomiques et l'épithélium néphridien. - cm : cellule en massue ; co : 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> cavités coelomiques ; j.c.m. : jeune cellule en massue ; o : point de repère du sac néphridien ; vn : vésicule néphridienne.

de cellules étirées dorsoventralement sur lequel reposait la jeune néphridie se délamine à la fin du sixième jour en isolant, vers l'arrière, un premier dissépiment néoformé (pl. II - I, III); très mince, il comprend deux couches d'épithélium cœlomique accolées basale contre basale, sans trace de musculature interposée. Par la suite se détache un autre dissépiment plus épais encerclant le néphrostome (fig. 4 - I) et qui ferme, vers l'arrière, la zone lacunaire antérieure ou première cavité cœlomique. Ce nouveau dissépiment, d'un type particulier, sera le premier vers l'avant. La deuxième cavité cœlomique est limitée postérieurement par le jeune et mince dissépiment qui vient de se délaminer (pl. II - I). La troisième cavité cœlomique, déjà grande, est évidemment située sous le deuxième dissépiment (pl. II - I, fig. 4 - I). Les néoformations des dissépiments et du cœlome trouveront là leur limite.

Au septième jour, l'extrémité aveugle de l'ébauche annonce une légère courbure vers l'arrière (pl. II - I). La néphridie, encore aplatie, possède des bouquets de cellules en massue, perpendiculaires à la membrane basale (pl. II - III). Leurs pôles apicaux sont arrondis ou échevelés, chargés de fins granules. Les noyaux sont clairs avec un gros nucléole. Le passage entre l'épithélium néphrostomal et ce revêtement se fait progressivement sur le bord antérieur et brusquement du côté supérieur (pl. II - I et III) et le néphrostome est tapissé de petites cellules cylindriques alignées et serrées, à noyaux sombres. Dans la zone postéro-dorsale d'affrontement de ces deux types cellulaires, l'épithélium néphrostomial chevauche celui du sac, marquant le point de départ du canal excréteur terminal (pl. II - III). Par la suite, ce canal traverse la musculature latérale puis, longeant l'épiderme, rejoint son symétrique le neuvième jour en un lieu médio-dorsal-antérieur de la base du panache. Au septième jour, le canal vient d'atteindre l'épiderme et se termine provisoirement par un massif plein et dilaté; il est garni d'un épithélium cubique simple à l'exception d'une crête longitudinale ventrale de petites cellules en massue.

Le huitième jour, le sac néphridien s'arrondit, repousse vers l'arrière le tapis cellulaire du premier dissépiment auquel il est resté intimement accolé et envahit progressivement la deuxième cavité cœlomique. La courbure amorcée au septième jour s'est accentuée et la séparation entre le sac néphridien et le néphrostome s'est accusée. Le néphrostome se prolonge par un goulet représentant le départ de la branche descendante.

Au neuvième jour, les différents éléments de la néphridie sont singularisés (pl. I - III). Le néphrostome s'ouvre largement dans la première cavité cœlomique lacunaire près des vaisseaux sanguins qui l'occupent. L'épithélium néphrostomial, en continuité dorsalement avec l'épithélium cœlomique, n'est pas encore cilié. Le néphrostome (1) se poursuit en arrière par la branche descendante (2) encore en position dorsoventrale et qui communique avec le sac néphridien (3). Dans le sac coexistent des plages de cellules en massue et d'autres de cellules plates. Le canal excréteur (4) court transversalement sous le goulet néphrostomial, s'y appuie, mais se dirige en sens inverse de la branche descendante.

La jeune néphridie n'a pas encore dépassé les limites de la deuxième cavité cœlomique, c'est-à-dire la région de segments vérita-

blement néoformés ; elle va s'agrandir et occupera au bout de trois mois d'expérience, les 6 à 8 segments anciennement abdominaux en cours de réorganisation dans le sens thoracique.

c) Enfoncement du sac néphridien et traversée des dissépinents.

Le blocage des divisions cellulaires par la colchicine a mis en évidence un très important foyer de mitoses dans l'épithélium cœlo-

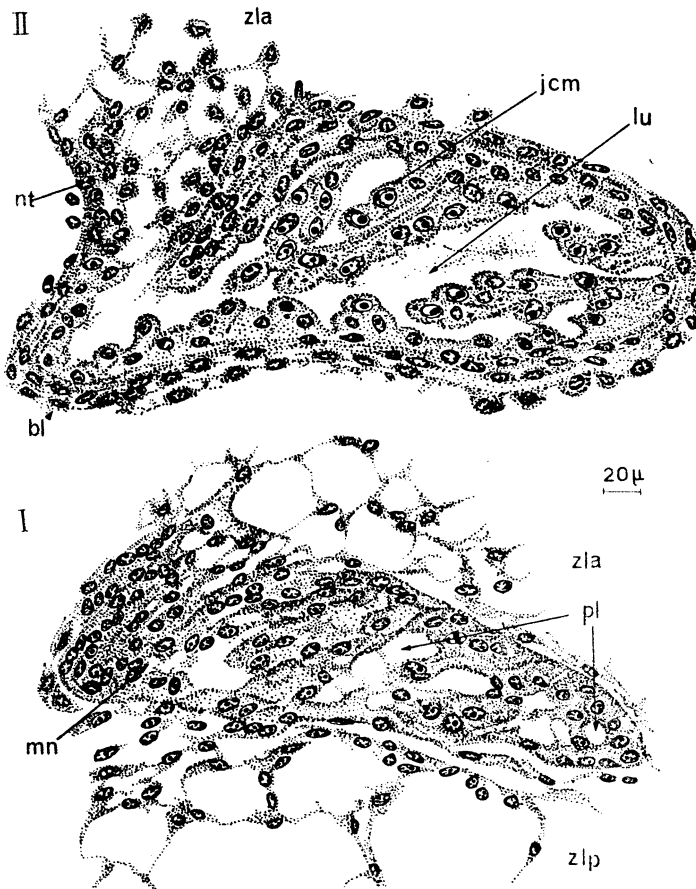


FIG. 3 : Ebauches néphridentes.

I et II : évolution du massif néphridien en sac au cours du 6<sup>e</sup> jour ; jcm : jeune cellule en massue ; pl : petites lacunes ; zla : zone lacunaire antérieure ; zlp : zone lacunaire postérieure.

mique ventral pré-néphrostomial. Cette région lacunaire à nombreux replis de l'épithélium cœlomique fournit continuellement des éléments migrants nouveaux qui glissent vers le néphrostome. Néphrostome et branche descendante sont aussi riches en mitoses mais celles-ci décroissent en nombre depuis le néphrostome, où le quart des cellules est en mitose, jusqu'à la jonction de la branche descendante avec le sac néphridien ; à ce niveau, les mitoses sont très rares et le sac lui-même en est dépourvu.

La répartition des mitoses met en lumière l'étalement progressif et continu de l'épithélium de la région antérieure vers l'arrière ; phénomène qui se traduit par l'accroissement de la surface néphridienne.

En effet, la branche descendante ciliée, née de l'allongement du néphrostome, donnera les cellules en massue du sac, par glissement et transformation de ses propres cellules. Les termes de passage existent entre les différents types cellulaires et semblent prouver la réalité de ces transformations en chaîne (pl. II - I et fig. 4 - VI).

La branche descendante prend forme dorsalement le huitième jour, contourne le sac néphridien du côté splanchno-pleural, puis le ceinture ventralement et s'ouvre enfin dans le sac néphridien du côté pariéto-pleural (fig. 4 - III, IV et V). Ce tour de spire autour du sac est terminé le dixième ou le onzième jour de régénération ; la branche descendante progresse ensuite vers l'arrière parallèlement au sac.

L'épithélium ainsi établi ne constitue pas toute la paroi néphridienne. Il est doublé par une couche externe de cellules cœlomiques continue quels que soient sa minceur et son étirement. Entre les deux, s'intercale une fine musculature discontinue qui fait souvent défaut dans les régions très étirées du sac.

La couche interne se met en place au fur et à mesure de l'extension de l'épithélium néphridien, ce qui impose un nouvel apport cellulaire. Les éléments cœlomiques vont y pourvoir, surtout lors de la traversée des dissépiments par le sac néphridien.

Quand le sac atteint un dissépiment ancien ou néoformé, le contact provoque un retrait de celui-ci qui s'incurve vers l'arrière, dans une région plus proche du tube digestif que de la paroi du corps. Le sac s'enfoncé ensuite dans la dépression dissépimentaire, en force le passage ; les deux bords du dissépiment ainsi éclaté s'amincissent lentement en accompagnant très loin le sac dans le segment postérieur (fig. 4 - I). Avant la poussée mécanique de la néphridie, les dissépiments ne demeurent pas passifs ; ils se modifient avant l'arrivée de la néphridie par épaissement de la musculature et des zones anhyestes sous-épithéliales. Le processus débute à proximité du tube digestif et se propage ensuite (pl. II - II). A partir de ce point et sur chaque face du dissépiment, les cellules cœlomiques se pédonculisent et se détachent (pl. I - IV et V). Peu à peu, le dissépiment est presque entièrement gagné par cette évolution, si bien que lorsque la néphridie le déprime, il est hypertrophié et garni, sur ses deux faces, de nombreuses cellules cœlomiques libres. La néphridie, en s'accolant partiellement au dissépiment, aura dans son voisinage immédiat, sinon tout contre elle, un amas de cellules cœlomiques disponibles.

D'autre part, le sac dilaté est souvent appuyé contre l'épithélium splanchnopleural ou pariéto-pleural. Une fois en contact avec les bourgeons parapodiaux (fig. 2 - IV), le sac forme des replis en accordéon, mais son revêtement cœlomique demeure continu.

Lors de la traversée du premier dissépiment néoformé qui est très mince, un agglomérat de cellules cœlomiques semble attendre dans la cavité sous-jacente ; elles sont issues du deuxième dissépiment auquel elles sont encore reliées (pl. I - IV, V). Toutes les cellules cœlomiques vont se répartir à l'extérieur du sac et s'intercaler le long

de sa paroi pour former une couche unicellulaire à éléments pédonculés (pl. II - I) ou étirés (fig. 1 - VIII). Cette couche, parfois endothéliforme, ne manque jamais et les mitoses n'y sont pas rares.

Dans les premiers stades de la poussée néphridienne, alors que

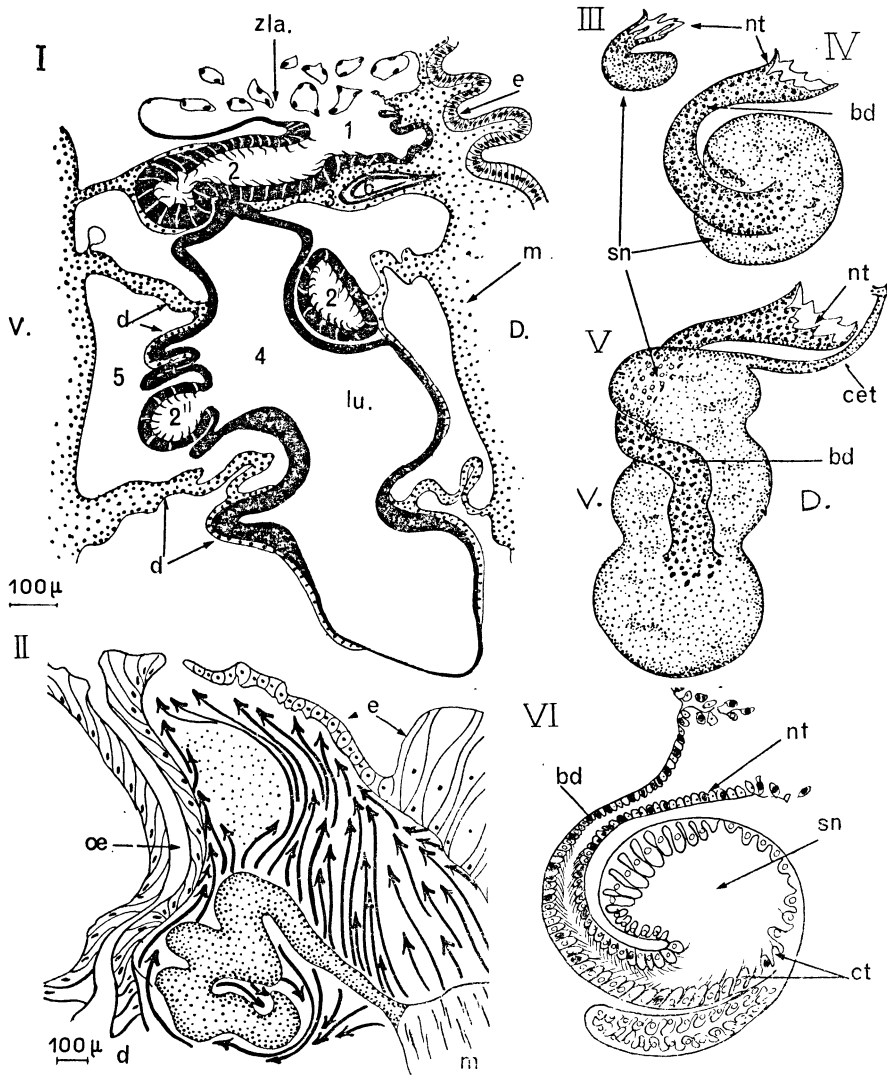


FIG. 4 : Schémas des stades de régénération de 1 à 15 jours.

I, II, III, IV, V, VI : néphridie. - I et VI : en coupe sagittale-latérale, I : à 15 jours ; VI : à 10 jours, en indiquant en noir les cellules en mitose ; III, IV et V : reconstruction à 6 jours, 10 et 15 jours, en vue latérale externe ; II : origine et acheminement des cellules migratrices.

la néphridie est encore limitée au prothorax néoformé, il ne semble pas y avoir de rapport entre la couche interne des cellules en massue ou étirées et la couche externe coelomique. Mais, à partir du onzième jour, quand le sac prend de l'ampleur et qu'il entre dans le thorax

en remaniement, les noyaux de cellules externes se dilatent, leurs nucléoles aussi ; ils ressemblent alors aux noyaux des cellules du revêtement néphridien interne (fig. 1 - VIII). La membrane basale du sac se relâche à ce niveau et forme un réseau où la cellule extérieure va s'engager. Ces images de confusion des deux couches cellulaires (fig. 1 - VIII), sont fréquentes et, en ces points, les cellules coelomiques et néphridiennes se ressemblent et se mêlent.

La musculature discontinue des parois du sac ménage des interstices par lesquels s'infiltrent des hernies d'épithélium néphridien saillant dans le coelome, sous l'aspect de vésicules creuses ou cryptes à parois minces (pl. II - IV, V). Au fond des cryptes se situe fréquemment une brèche permettant une communication entre les cellules du sac et du coelome (pl. II - V). Les jeunes cellules en massue à peine bombées (pl. II - IV) garnissent toujours le creux des cryptes.

Au quinzième jour est organisée, à la taille près, la néphridie adulte (fig. 4 - I).

Dans la première cavité coelomique lacunaire s'ouvre le néphrostome. Ses cils, apparus vers le onzième jour, ont deux fois la longueur de la cellule et grandiront encore. La branche descendante (2), (2'), (2''), ciliée, quitte la position primitivement dorsale pour devenir ventrale après la traversée du premier dissépiment (3). Elle communique latéralement avec le sac (4) dans le troisième segment (5). Dorsalement et sous le néprostome est le point de départ du canal terminal (6), qui a rejoint son symétrique le neuvième jour et s'ouvre à l'extérieur après un très court trajet commun.

Le niveau des dissépiments est marqué par des étranglements néphridiens.

Dans l'abdomen des animaux non régénérés, il existe de petits entonnoirs ciliés segmentaires, à droite et à gauche du corps, en avant des dissépiments. Reliés à l'extérieur par un court canal, ils servent à l'élimination des produits génitaux. Ils sont normalement absents du thorax mais, après la régénération et les transformations que nous venons de décrire, ces entonnoirs persistent et voisinent désormais avec la néphridie reconstruite.

## CONCLUSION

Ce mémoire a envisagé la régénération de la paire de grandes néphridies antérieures de *Sabella pavonina* (Sav.), après ablation du thorax. Il s'opère une néoformation des segments de la tête et du cou et une métamorphose d'anciens anneaux abdominaux en segments thoraciques.

Les néphridies nouvelles naissent dans la région neuve et colonisent ensuite le thorax postérieur en cours de réorganisation. Il faut compter une quinzaine de jours pour que la jeune néphridie ait acquis sa morphologie normale, davantage pour qu'elle ait gagné l'ensemble des segments qui doivent l'héberger.

Je résumerai en quelques points les processus essentiels de cette organogénèse.

— Localisation des ébauches.

Les deux ébauches apparaissent durant le 4<sup>e</sup> jour de régénération en deux plages symétriques et indépendantes, situées latéralement de part et d'autre du tube digestif. Elles sont sous-jacentes à la nouvelle chaîne nerveuse très mince et sont formées par un agglomérat de cellules mésodermiques, distinctes cependant déjà du matériel analogue environnant.

— Début de l'organogenèse.

Les massifs, d'abord pleins, se creusent au bout de 6 jours et, dès le 7<sup>e</sup> jour, les différentes régions de la néphridie sont décelables. Chaque ébauche présente en effet un néphrostome prolongé par un conduit (future branche descendante) élargi en un sac à cellules piriformes (future branche montante ou sac néphridien). De ce sac part un canal antérodorsal qui s'abouchera le 9<sup>e</sup> jour avec son symétrique sous l'épiderme dorsal. Un peu plus tard s'établira, à cet endroit, le canal excréteur commun aux deux néphridies, qui s'ouvrira à l'extérieur par un pore médian.

— Rôle des dissépiments.

Aussitôt après l'opération, le dissépiment ancien le plus antérieur, intéressé par la lésion, subit une dilatation spectaculaire ; son revêtement entre en activité et fournit une masse de blastocytes migrants qui vont remplir le jeune blastème. Les blastocytes, riches en acide ribonucléique, se divisent, s'assemblent pour former les ébauches néphridiennes. C'est donc le dissépiment traumatisé qui élabore en premier lieu le matériel nécessaire à cette organogenèse.

Pendant que l'ébauche se différencie, les dissépiments néoformés de la région en épigenèse se dessinent et délimitent les cavités cœlomiques nouvelles.

La jeune néphridie en croissance va traverser celui qu'elle surplombe, encore fragile, par simple poussée mécanique et phénomène local de turgescence du sac.

Un processus analogue se répètera à la traversée des 6 à 7 dissépiments anciens, mais chacun d'entre eux, à son tour, fournira localement des lots importants de blastocytes qui concourront à former l'enveloppe péritonéale de la néphridie et, peut-être, à enrichir l'épithélium de celle-ci. En certains points en effet où les basales s'effacent, il apparaît dans la paroi de l'organe des brèches où les cellules des deux catégories sont en contact étroit ; ces images suggèrent des possibilités d'échanges.

— Croissance de la néphridie.

L'usage de la colchicine a permis de localiser les mitoses. Il s'avère que la prolifération des cellules de l'épithélium proprement



néphridien s'accomplit essentiellement aux alentours du néphrostome et dans sa paroi. Lorsque la branche descendante ciliée se forme, elle devient elle aussi un important foyer de divisions cellulaires ; mais plus on s'approche de la jonction de cette branche avec le sac, moins les mitoses sont nombreuses et les cellules du sac n'en présentent aucune.

Il paraît évident qu'un apport cellulaire continu, provenant du néphrostome et de sa région, puis de la branche descendante, contribue à l'accroissement de l'organe dans son ensemble et que les cellules gagnent progressivement, par glissement vers l'arrière, les parties les plus éloignées. Cette constatation semble confirmée d'abord par l'absence de mitoses au niveau du sac, ensuite par la zone de transition, très longue, qui existe à la jonction de la branche descendante et du sac ; on y observe en effet tous les stades de transformation des cellules ciliées de la branche descendante en cellules en massue du sac.

Il est probable que d'autres processus contribuent également à l'accroissement du sac ; on peut songer à des divisions directes dans le sac, de son épithélium mais je ne possède aucun critère pour le prouver. On peut évoquer peut-être l'apport d'éléments nouveaux vers les points de rupture signalés plus haut, d'autant que chez l'adulte, des brèches comparables existent toujours au niveau de cryptes qui paraissent abriter de jeunes cellules en massue de remplacement.

Bien entendu, il faudra avoir recours à la microscopie électronique, ce que je compte faire, pour élucider vraiment un tel problème.

#### — Remarques générales.

La néphridie en genèse comporte très tôt, comme l'organe adulte, une couche interne de cellules épithéliales liées à la fonction néphridienne, et une couche externe péritonéale d'enveloppe.

La première doit son origine et son épanouissement précoce à la région antérieure mésodermique néoformée de la Sabelle, en véritable épigenèse ; cette notion reste valable même lorsque les néphridies plus âgées pénètrent dans les segments anciens en morphallaxis, puisque les foyers essentiels de mitoses sont antérieurs.

La couche péritonéale ne découle pas des dissépiments néoformés, trop minces et inaptés encore à fournir autre chose que leur propre substance. Elle fait appel, dès le départ, à des cellules cœlomiques anciennes, dissépimentaires ou non ; leur prolifération puis leur récupération par la néphridie, sont provoquées successivement d'avant en arrière à chaque fois que la néphridie en croissance s'apprête à faire éclater un dissépiment pour le franchir. Il est possible en outre que localement, dans chaque segment colonisé par la néphridie, son épithélium contracte des échanges avec ce matériel cœlomique différencié. Il m'a paru indispensable de reconstituer avec précision la morphogenèse des néphridies avant de pousser plus loin et par d'autres techniques le champ de mes investigations.

## Summary

The regeneration of the pair of thoracic nephridia of *Sabella pavonina* begins with two symmetrical masses with a mesodermic origin, on the 4th day of existence of the blastema. From the 4th to the 7th sets up a hollow organ which later differentiates into nephrostomia, ciliated branch, nephridian sacking and excretory duct. The later one joins its symmetrical duct and opens outsider on the 9th day. The cellular multiplications happens in the coeloma, anterior to the nephrostomia, in the nephrostomia and the ciliated branch, not in the sacking which is made through the sliding of the anterior cells. The extern nephridian layer elaborates itself during its travelling through successive dissements and depends on coelomatic cells which are torn from them.

The growing of the nephridia is over on the 60th day nearly, when it occupies the totality of the transformed thorax.

## Zusammenfassung

Die Regeneration des thorakalen Nephridienpaares von *Sabella pavonina* Savigny hat ihren Ursprung in zwei symmetrischen Massen mesodermalen Ursprungs, die am vierten Tage der Existenz des Blastems auftreten. Vom vierten bis zum siebten Tage bildet sich ein hohles Organ, das sich dann in ein Nephrostom, begeißelten Ast, Nephridialsack und Exkretionskanal differenziert. Dieser letztere verbindet sich mit seinem symmetrisch gelegenen Partner und mündet ins Freie am neunten Tage. Die Zellvermehrungen finden im Coelom vor dem Nephrostom, im Nephrostom und im begeißelten Ast statt und nicht im Sack, der sich durch ein Gleiten der davor gelegenen Zellen bildet. Die äussere Nephridiensicht bildet sich im Verlaufe des Durchtritts der aufeinanderfolgenden Segmentwände auf Kosten der Coelomzellen, die ihnen entrissen werden. Das Wachstum der Nephridien ist ungefähr am 60. Tage beendet, wenn sie die Gesamtheit des verwandelten Thorax ausfüllen.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ABELOOS, M., 1932. — Régénération et problèmes de morphogenèse. Gauthier-Villars éditeur, Paris.
- ABELOOS, M., 1954. — Sur la régénération des Sabelles. *Bull. Lab. Marit., Dinard*, 40, pp. 1-3.
- ABELOOS, M., 1955. — Le problème de morphogénétique dans la régénération des Annélides Polychètes. *Bull. Soc. Zool. France*, 80, pp. 228-256.
- AVEL, M., 1962. — Influence du système nerveux sur la régénération chez les Urodèles et les Oligochètes. *Bull. Soc. Zool., France*, 86, pp. 464-483.
- BERRIL, N.J. et MEES, D., 1936. — Reorganization and Regeneration in *Sabella*. I. Nature of gradient summation and posterior reorganization. *Journ. Exper. Zool.*, 73, pp. 67-83, 7 fig.
- BERRIL, N.J. et MEES, D., 1936. — Reorganization and Regeneration in *Sabella*. II. The influence of temperature. III. The influence of light. *Journ. Exper. Zool.*, 74, pp. 61-89, 4 fig.
- BOBIN, G., 1944. — Morphogenèse des soies chez les Annélides Polychètes. *Ann. Inst. Océan.*, XXIII, pp. 1-106, 28 fig., 6 pl. (Thèse Paris, 1943).
- BOBIN, G., 1947. — Observations histologiques consécutives à l'ablation des soies simples chez *Sabella pavonina* Savigny (Annélide Polychète). *Arch. Zool. Exp. Gén.*, 83, N. et R. 1, pp. 34-63.
- CLARK, R.B., 1959. — The neurosecretory in the supra oesophageal ganglion of *Nephtys* (Annelida Polychaeta). *Zool. Jahrb.*, Iena, 68 (3), pp. 396-424.
- DURCHON, M., 1955. — Etude comparée d'un phénomène de neurosécrétion observé dans le cerveau des Néréidiens (Annélides Polychètes) au moment de la maturité génitale. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 241, pp. 444-445.
- HERLANT-MEEWIS, H., 1953. — Contribution à l'étude de la régénération chez les Oligochètes Acolosomatiidés. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 77, pp. 6-47, et 84, pp. 117-157.

- HERLANT-MEEWIS, H., 1956. — Croissance et neurosécrétion chez *Eisenia foetida* (Sav). *Ann. Sc. Nat. Zool.*, série 11.
- HERLANT-MEEWIS, H. et NOKIN, A., 1963. — Cicatrisation et premiers stades de régénération pygidiale chez *Nereis diversicolor*. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique*, 93, pp. 137-157.
- HUBL, H., 1956. — Über die Beziehungen der Neurosekretion zum Regenerationsgeschehen bei Lumbriciden nebst Beschreibung eines neuartigen neurosekretorischen Zelltyps in Interschlundganglion. *Arch. Entw. Mech.*, 149, pp. 73-87.
- HUXLEY, J.S. et GROSS, F., 1934. — Regeneration und "Organisatomirhung" bei *Sabella*. *Naturwiss. Jahr.*, 22, pp. 456-458.
- HUXLEY, J.S. et GROSS, F., 1935. — Regeneration und Reorganization im *Sabella*. *Arch. f. Entwickl-Mech.*, 133, pp. 582-620.
- KOECHLIN, N., 1961. — Etude anatomique et histologique des néphridies de *Sabella pavonina* (Sav.), Annélide Polychète. *Bull. Lab. Marit. Dinard*, 46, pp. 4-35.
- IWANOV, P., 1906. — Die Regeneration bei *Spirographis spallanzanii*. *Trav. Soc. Nat. Saint-Petersbourg*, 37.
- KRECKER, F.H., 1923. — Origin and activities of the neoblasts in the Regeneration of microdrilons annelids. *Journ. Exp. Zool.*, 37, pp. 27-46.
- MALAQUIN, A., 1893. — Recherches sur les Syllidiens. *Mém. Soc. Sc. Arts Lille*, Thèse.
- RANDOLPH, H., 1891. — The regeneration of the tail in *Lumbriculus*. *Journ. Morph.*, 7, pp. 317-344.
- SCHARRER, E. et SCHARRER, B., 1937. — Über Drüsen Nervenzellen und neurosekretorischen Organe bei wirbellosen Tieren und Wierbeltieren. *Biol. Rev.*, 12, pp. 185-216.
- STÉPHAN-DUBOIS, F., 1954. — Les néoblastes dans la régénération postérieure des Oligochètes microdrilles. *Bull. Biol. France-Belgique*, 88, pp. 182-245.
- STÉPHAN-DUBOIS, F., 1956. — Migration et différenciation des néoblastes dans la régénération antérieure de *Lumbriculus variegatus* (Annélide Polychète). *C.R. Soc. Biol.*, 150, 6, pp. 12-39.
- STÉPHAN-DUBOIS, F., 1958. — Le rôle des leucocytes dans la régénération caudale de *Nereis diversicolor*. *Arch. An. Micr. Morph. Exp.*, 47, 4, pp. 605-652.
- THOUVENY, Y., 1959. — Origine des cellules nerveuses dans la régénération de l'Annélide *Polydora flava* (Clap.). *Bull. Soc. Zool., France*, 84, 5-5, pp. 439-445.
- THOUVENY, Y., 1963. — Sur les premières phases de la régénération postérieure de l'Aricien *Scoloplos armiger* O.F.M. *Bull. Soc. Zool.*, 88, pp. 86-94.
- VANEY, C. et CONTE, A., 1899. — Recherches expérimentales sur la régénération chez *Spirographis spallanzanii* Viviani. *C.R. Soc. Biol.*, p. 973.
- VANEY, C. et BONNET, A., 1929. — Les phénomènes de la régénération chez *Spirographis spallanzanii*. *C.R. Acad. Sc., Paris*, 188, p. 343.