

# POLARITÉ ET SYMÉTRIE DANS LE PROCESSUS D'EMBRYOGENÈSE SOMATIQUE CHEZ *METRIDIDIUM SENILE FIMBRIATUM* (VERRILL).

par

D.G. Polteva

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

## Résumé

La reconstruction morphofonctionnelle consécutive à la perturbation d'un système vivant, peut se réaliser par un processus de régénération ou par une embryogenèse somatique, suivant le niveau d'organisation de l'animal, son degré d'intégration et la nature de la force désintégrante. Les « fragments de régénération » de *Metridium senile fimbriatum* reconstituent le plan structural du polype originel par une régulation transversale de la symétrie. Après certaines opérations qui aggravent la désintégration du fragment, la régulation consiste en l'embryogenèse somatique d'un ou plusieurs polypes, avec apparition de nouveaux axes de symétrie, suivie, parfois, d'une inversion de polarité. Cette embryogenèse somatique a été observée sur de longues bandelettes ou sur des anneaux excisés sur le pourtour du disque pédieux de l'Actinie. Elle se manifeste sous trois formes :

1° une régulation morphogénétique à partir des éléments anatomiques structuraux de l'animal originel ; l'ancienne polarité est conservée et la régulation de la symétrie tend à reconstituer le polype primitif. L'ontogenèse du nouvel animal commence, cependant, par la formation de quatre ou six paires de protomésentères, comme dans une embryogenèse normale ;

2° une régulation d'un ordre plus élevé, comportant l'apparition d'un nouvel axe principal de symétrie et l'inversion de la polarité ; les anciens mésentères ne prennent pas part à la nouvelle formation et les processus de destruction, dans les anciens tissus, sont particulièrement étendus ;

3° des processus locaux d'embryogenèse somatique rappelant un bourgeonnement ; le « bourgeon » se forme comme une évagination de la cloison d'une des chambres du polype qui se construit à partir d'une bandelette ou d'un anneau de tissu de l'Actinie originelle ; la création des éléments anatomiques du nouvel individu n'est nullement liée aux éléments préexistants.

Deux variétés de *Metridium senile fimbriatum* coexistent dans la Baie de Pierre-le-Grand (Mer du Japon) ; l'une est une forme de profondeur, l'autre, littorale, dans la zone de ressac. Nos expériences ont porté sur cette dernière variété.

Les polypes hexacoralliaires des Anémones sont caractérisés par leur grande plasticité morphogénétique. Leurs réactions à une action destructive du milieu extérieur peuvent être différentes suivant les cas. Ils peuvent, soit régénérer la partie du corps perdue par le polype (à l'exception du disque pédieux), soit former un polype entièrement nouveau. Dans ce second cas, nous avons observé (Polteva 1967 et al.) que les stades du développement ontogénétique présentent des parti-

cularités caractéristiques du développement embryonnaire à partir de l'actinula. Suivant la classification de Tokine (1959) et de Korotkova (1968) pour les processus de réparation d'un organisme, ce phénomène peut être appelé embryogenèse somatique. Il est nécessaire de confronter ces processus de régénération (leur origine morphophysologique, le mécanisme de leur réalisation et leur résultat) avec le degré de perfectionnement de l'organisation, sa nature et le niveau d'intégration de l'animal considéré.

L'embryogenèse somatique se réalise expérimentalement avec succès surtout sur des espèces d'Actinies caractérisées par leur reproduction asexuée dans la nature, c'est-à-dire sur des organismes ayant la variation d'intégration normale, périodique, qualitative (Tokine 1959, Korotkova 1963, Polteva 1967). Le trait précurseur de l'embryogenèse somatique est l'accroissement d'autonomie des complexes d'organes, de tissus, de cellules (allant théoriquement jusqu'à une seule cellule somatique) dans l'organisme parent. C'est pourquoi on doit s'attendre à ce que l'emploi de forces désintégrantées considérables puisse jouer un rôle décisif et transformer la régénération typique en une embryogenèse somatique. En conclusion, on peut, soit stimuler des processus de développement d'un organisme entier dont le mécanisme est proche ou même identique à ceux de la reproduction asexuée normale, soit voir apparaître des formes de morphogenèse qui ne sont pas caractéristiques pour ce même animal au cours de ce mode de multiplication. La réalisation de telle ou telle forme d'embryogenèse somatique dépend plus de la nature de l'espèce donnée que de son niveau d'intégration (Korotkova 1963).

On peut considérer que le problème essentiel de l'organisation d'un Invertébré, au point de vue anatomie comparée, est la détermination du plan architectonique, manifestée par la symétrie (Béklémichev 1964). La symétrie monaxonique-hétéropolaire est typique pour les Actinies adultes. Cette symétrie biradiaire est déterminée par la structure du pharynx (qui est aplati et dont les bords étroits sont munis de sillons vibratiles ou siphonoglyphes) et par la disposition des bourrelets musculaires des parois directrices. Elle est déterminée, également, par une symétrie hexaradiaire incomplète qui, elle-même, dépend de la disposition des chambres et des tentacules primaires et, enfin, par une symétrie incomplète d'ordre  $6 \times 2^{n-2}$  dépendant de la disposition des chambres secondaires, des zones de croissance et des tentacules secondaires, c'est-à-dire d'une symétrie radiale combinée.

La régénération de l'organisation spécifique des Actinies qui conserve la polarité et la symétrie originelle en réponse aux effets de la lésion, s'effectue sous l'action du mécanisme intégrant. Abeloos (1961) a donné le nom d'aires d'autorégulation morphogénétiques aux plages sur lesquelles agit le mécanisme de corrélation intégrante. Cette autorégulation s'accomplit sous l'action de deux groupes de facteurs : des facteurs internes (compétence histogénétique déterminée, du point de vue génotypique, par le métabolisme) et des facteurs externes (milieu et corrélation d'organismes).

Les Actinies adultes sont formées par juxtaposition de systèmes transversaux d'antimères doubles, chambres constituées par deux cloisons méridiennes. Ainsi, la croissance du polype se fait par insertions

régulières d'un nouveau système d'antimères doubles morphologiquement unis, en face de ceux qui existent déjà. Pendant la régénération, la régulation de la symétrie (symétrisation) se fait par restitution des antimères manquants, par chaque paire de cloisons. La régulation transversale de l'architectonique par régulation de la symétrie, prouve que le système transversal de l'intégration des Actinies peut être considéré comme bilatéral et sans lien avec le plan principal de symétrie.

Les différents cas d'embryogenèse somatique chez les Actinies décrits dans la littérature (Carlgren 1909, Child 1909-1910, Poltévá 1967), sont déterminés, au contraire, par une perturbation de l'influence coordinatrice des mécanismes d'intégration, telle qu'elle amène une disparition plus ou moins complète de l'ancienne individualité et l'apparition, à sa place, d'une ou plusieurs individualités nouvelles. En même temps, au cours de la morphogenèse, un nouveau plan de symétrie apparaît et on voit souvent l'inversion de polarité et la régulation de la symétrie jouer un rôle secondaire.

Le but de notre travail est d'étudier, avec plus de précision, les processus morphogénétiques au cours de l'embryogenèse somatique chez *Metridium senile fimbriatum*.

#### Matériel et méthodes

La plasticité morphogénétique exceptionnelle de *Metridium senile fimbriatum* (Verrill) en fait un bon matériel pour les études d'embryologie somatique. L'espèce peut présenter de nombreuses modifications et de nombreuses variétés, ce qui a amené plusieurs systématiciens à insister sur la nécessité de sa révision. Nous avons utilisé (Polteva 1967) des animaux provenant de la Baie de Pierre-le-Grand dans la Mer du Japon et qui présentent au moins deux variétés nettement différentes : l'une, de profondeur (5-7 à 60 m), l'autre, littorale, vivant dans les rochers de la zone du ressac. La variété profonde se distingue par ses dimensions (elle est 2 à 5 fois plus grande), par sa couleur (blanchâtre à brune), par sa forme en tonnelet, par l'absence de tentacules préhensiles, par ses parois plus fines et transparentes, par la présence d'un capitulum, par la structure de son muscle rétracteur. Dans la classification des Actinies, il est essentiel de tenir compte des différences physiologiques et, en particulier, des modes de reproduction (Stephenson 1924). Les polypes, qui sont littoraux, exposés, pendant le ressac, à de fréquentes lésions mécaniques, forment des agglomérats compacts par reproduction asexuée et embryogenèse somatique, apparaissant à la suite de ces lésions. La différence de comportement des deux variétés au cours des expériences provoquant l'embryogenèse somatique est frappante.

L'opération a été simple : tout le tour du disque pédieux de l'animal, on a excisé une bande de tissus, large de 0,3 à 0,5 cm, détachés de la sole pédieuse, de la paroi de la colonne avec des portions de la base des cloisons. Dans plusieurs cas, cette bande de tissus n'était pas sectionnée et le fragment excisé formait un anneau. Nous appellerons, par la suite, la première variante : « bandelette pédieuse » et la seconde : « anneau pédieux ».

Les « bandelettes pédieuses » de la variété littorale de *M. senile fimbriatum* subirent, au bout d'une semaine, une régulation morpho-physiologique singulière. Sur les fragments des polypes de profondeur, on ne constata qu'une cicatrisation de la plaie ; pendant cinq mois, aucun changement important ne se produisit si ce n'est une légère réduction de taille. Une expérience de quelque intérêt fut faite quatre mois après l'opération : on injecta à cinq de ces bandelettes pédieuses 0,1 cm<sup>3</sup> de la solution de E.D.T.A. (0,1 mg/10 ml) dans l'eau de mer sans Ca<sup>++</sup> : ces injections étaient faites au milieu et au bord de chaque bandelette.

Après une quinzaine de jours, apparurent sur trois bandelettes expérimentales, des bosses représentant sur coupes les excroissances des cloisons de l'une des chambres (Fig. 1 ; Planche I, 1).

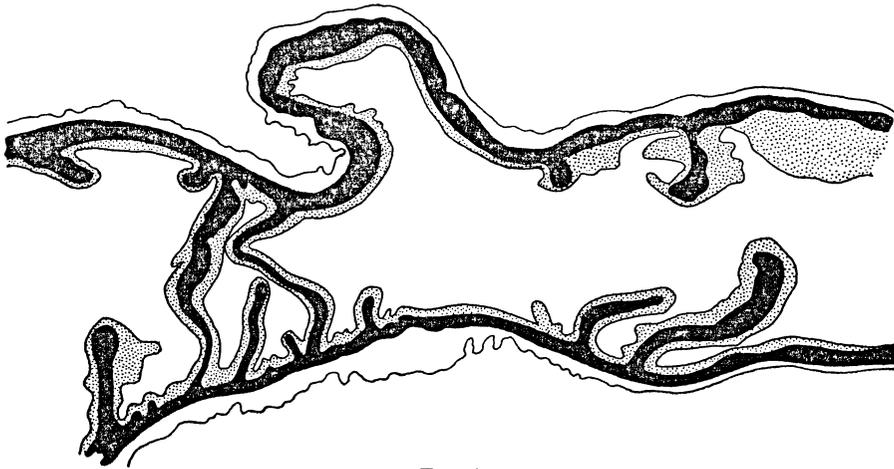


Fig. 1

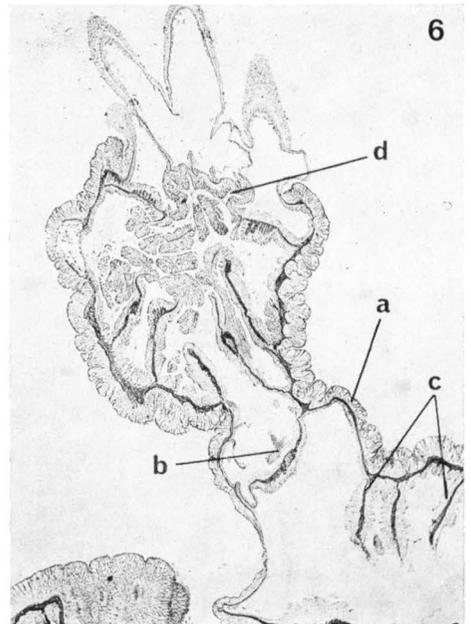
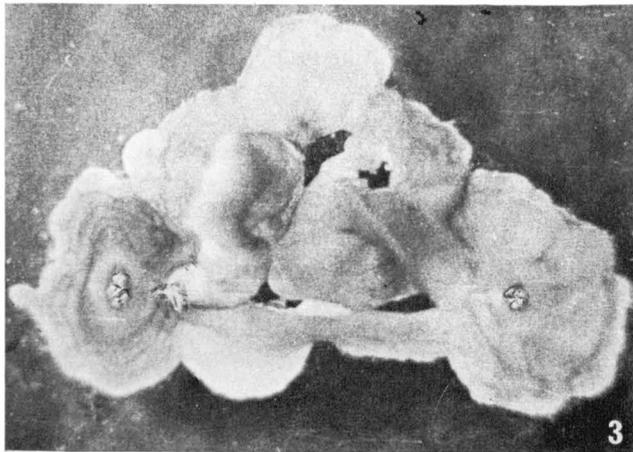
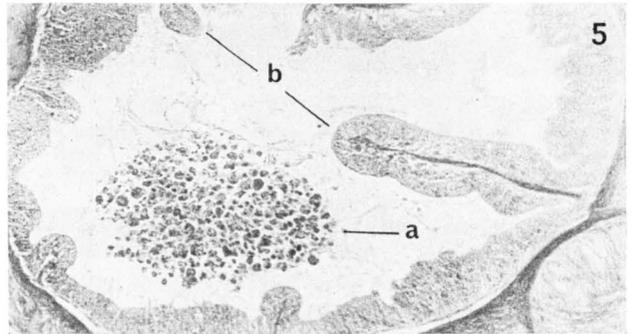
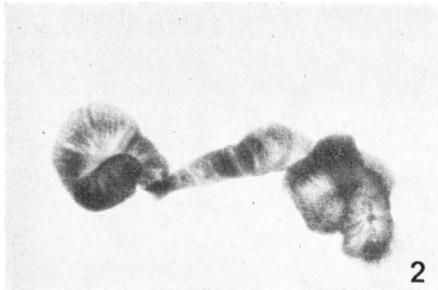
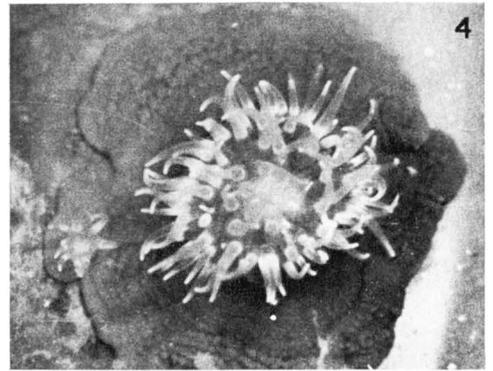
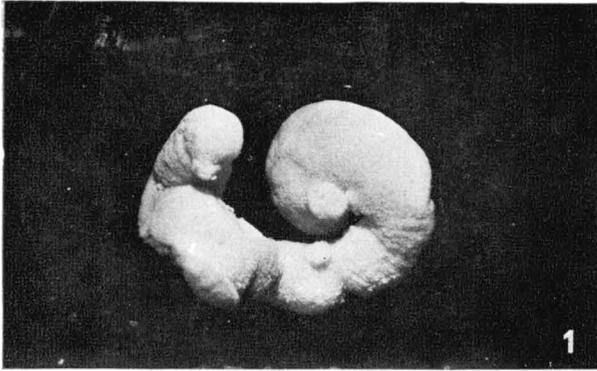
Excroissances de la cloison de la « bandelette pédieuse » aux points d'injection de E.D.T.A. Section longitudinale.

Il est évident qu'on peut considérer que la capacité de régénération des organes et des tissus perdus ou lésés est en rapport avec les conditions qui ont provoqué la lésion. Nous décrivons, ci-dessous, les résultats de nos expériences sur la forme littorale de *M. senile fimbriatum*.

PLANCHE 1

*Metridium senile fimbriatum*.

- 1 : vue générale des bandelettes pédieuses avec excroissance de la cloison aux régions d'injection de E.D.T.A.
- 2 : embryogenèse somatique sur quatre bandelettes pédieuses.
- 3 : création des disques oraux aux sommets du « triangle » par embryogenèse somatique à la suite des processus de régulation sur l'anneau pédieux.
- 4 : vue générale correspondante.
- 5 : inversion de polarité au cours de l'embryogenèse somatique sur la bandelette pédieuse. Coupe transversale. a : traces de dégénérescence des mésentères anciens dans la cavité gastrovasculaire de l'Actinie en formation ; b : protomésentères.
- 6 : embryogenèse somatique à partir d'une chambre. a : tigelle ; b : cloison séparant le polype-fils ; c : mésentères de l'Actinie-mère ; d : pharynx.



## Résultats

Une semaine après l'opération, la face orale de la section (tissus de la cloison de la colonne) s'unit avec la face aborale par les tissus du disque pédieux le long de la circonférence de l'anneau ou suivant la longueur de la bandelette. Au cours de la cicatrisation, l'endoderme, provenant des parois de la cavité gastrale, joue un rôle important. L'ectoderme du disque pédieux, comme pendant la régénération du polype à partir du « fragment de lacération », où l'ectoderme pédieux, sous la forme d'une langue de couleur orangée, se dresse le long des bords de l'ancienne plaie du disque pédieux jusqu'au disque oral. Dans le cas présent, également, l'ectoderme cimente en quelque sorte les surfaces de la section. Sur coupes colorées, il apparaît comme une couche compacte de hautes cellules homogènes, très étroites ; les cellules glandulaires et urticantes sont absentes. La mésoglée qui tapisse cette couche, forme une ou plusieurs crêtes longitudinales.

Les extrémités de la bandelette s'enroulent à l'intérieur, par contraction de la musculature circulaire du disque pédieux et semblent avoir tendance à s'unir, mais le processus aboutit, en fait, à la soudure de l'extrémité libre de la bandelette avec l'une de ses portions, ce qui amène ensuite l'envahissement de la lumière de la maille qui s'était formée. Si la bandelette excisée appartient à un animal de grande taille, elle forme un certain nombre de mailles dans des plans différents, c'est-à-dire qu'elle s'enroule en spirale. Dans ce cas, plusieurs centres de nouvelle formation apparaissent le long de la bandelette, de même qu'aux extrémités des bandelettes courtes et on voit, sur chaque spire, une tendance à la formation d'un disque oral (Planche I, 2). Pendant la régulation, le disque oral, dont la maille s'est attachée au substrat, est dominant. Les phénomènes de nouvelle formation sur l'anneau pédieux révèlent aussi une tendance à la régénération de l'Actinie originelle, mais le processus de régulation aboutit à l'embryogenèse de plusieurs animaux. L'anneau se transforme en triangle aux sommets duquel se joignent et se soudent les côtés qui le constituent ; aux points de soudure s'insèrent les disques oraux (Planche I, 3). La régulation amène peu à peu la fusion des disques et la formation d'un pharynx divisé en deux ou trois sections dont les cloisons de séparation finissent par disparaître. On peut juger du sort de l'animal ainsi constitué, par son disque pédieux sur lequel apparaissent les sutures de la jonction des côtés du triangle et par la disposition des tentacules sur le disque oral. En ce qui concerne les polypes formés sur les deux bouts de la bandelette, la tigelle qui les relie dégénérant au fur et à mesure du développement, chaque animal devient indépendant.

L'étude des coupes permet, jusqu'à un certain point, de juger des processus morphogénétiques qui aboutissent, chez *M. senile fimbriatum*, aux formes originales de l'embryogenèse somatique. Sur la figure 2 et la planche I, 3 et 4, on voit une Actinie résultant de la formation sur l'anneau pédieux. Au cours du processus complexe et coordonné de la régulation, les cloisons de deux mailles s'accolent étroitement et se soudent. Leur mésoglée se résorbe, l'ectoderme dégénère en partie et, en partie, s'assimile à l'endoderme, privé des cellules glandulaires et urticantes. Ce processus joue, évidemment, le rôle principal, car les phénomènes de nécrose ne se manifestent presque

pas. La régulation de la disposition des mésentères est complexe. Après la destruction des cloisons séparant les cavités des spires, tous les mésentères se dirigent vers le pharynx qui occupe la situation dominante, en même temps qu'ils gardent leur hiérarchie : malgré la longueur du fragment de septum conservé après l'opération et malgré l'éloignement du centre de formation (insertion du pharynx), les mésentères des ordres complets se dirigent vers le pharynx et s'y fixent tandis que ceux des ordres incomplets forment un filament mésentérique sur l'extrémité libre. Dans l'ontogenèse de l'animal nouvellement formé, dès que commence la régulation, le rôle principal appartient à six paires de mésentères complets de la section de la

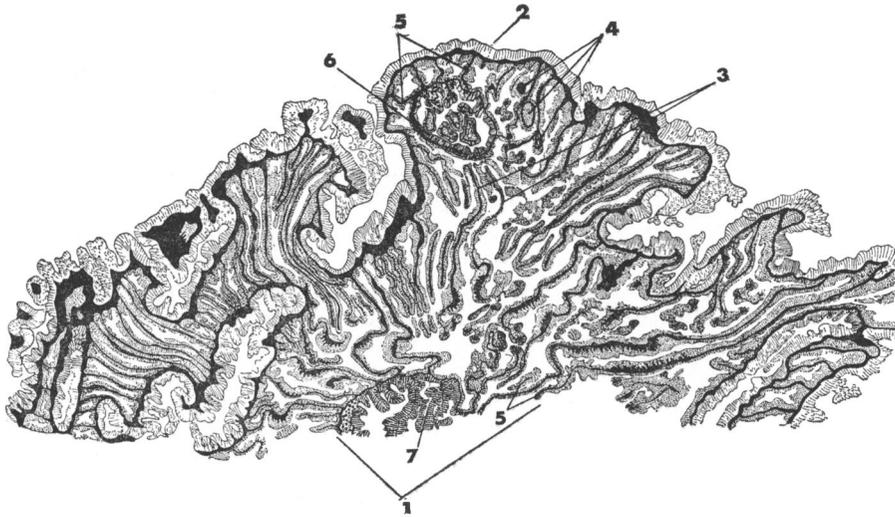


FIG. 2

Embryogenèse somatique à la suite des processus de régulation sur l'« anneau pédieux ». Coupe transversale.

1 : animal-mère « dominant » ; 2 : animal-fille ; 3 et 4 : structures conservées de l'ancienne maille de l'anneau ; 3 : mésentères ; 4 : portions de l'ancienne paroi de la maille ; 5 : protomésentères ; 6 : ectoderme du disque oral de l'Actinie-fille ; 7 : pharynx de l'Actinie-mère.

spire de l'anneau, dans laquelle s'est formé l'animal et ces six paires de mésentères remplissent les fonctions de protomésentères.

Sur la figure 2, parmi les structures conservées de la maille de l'anneau qui sépare deux disques oraux nouvellement formés, on voit une paire de mésentères incomplets (3) dont les deux bouts sont dirigés vers le « pharynx dominant ».

FIG. 3

Embryogenèse somatique sur la bandelette pédieuse.

Série de coupes transversales de A à D.

1 : formation de la nouvelle cavité gastrovasculaire dans la maille de la bandelette ; 2 : formation de la cavité gastrovasculaire de la nouvelle Actinie à partir de la chambre (« bourgeonnement ») ; 3 : protomésentères ; 4 : ectoderme du disque pédieux ; 5 : tentacules ; 6 : ectoderme du disque oral ; 7 : anciens mésentères directeurs ; 8 : traces de dégénérescence des anciens mésentères ; 9 : pharynx.

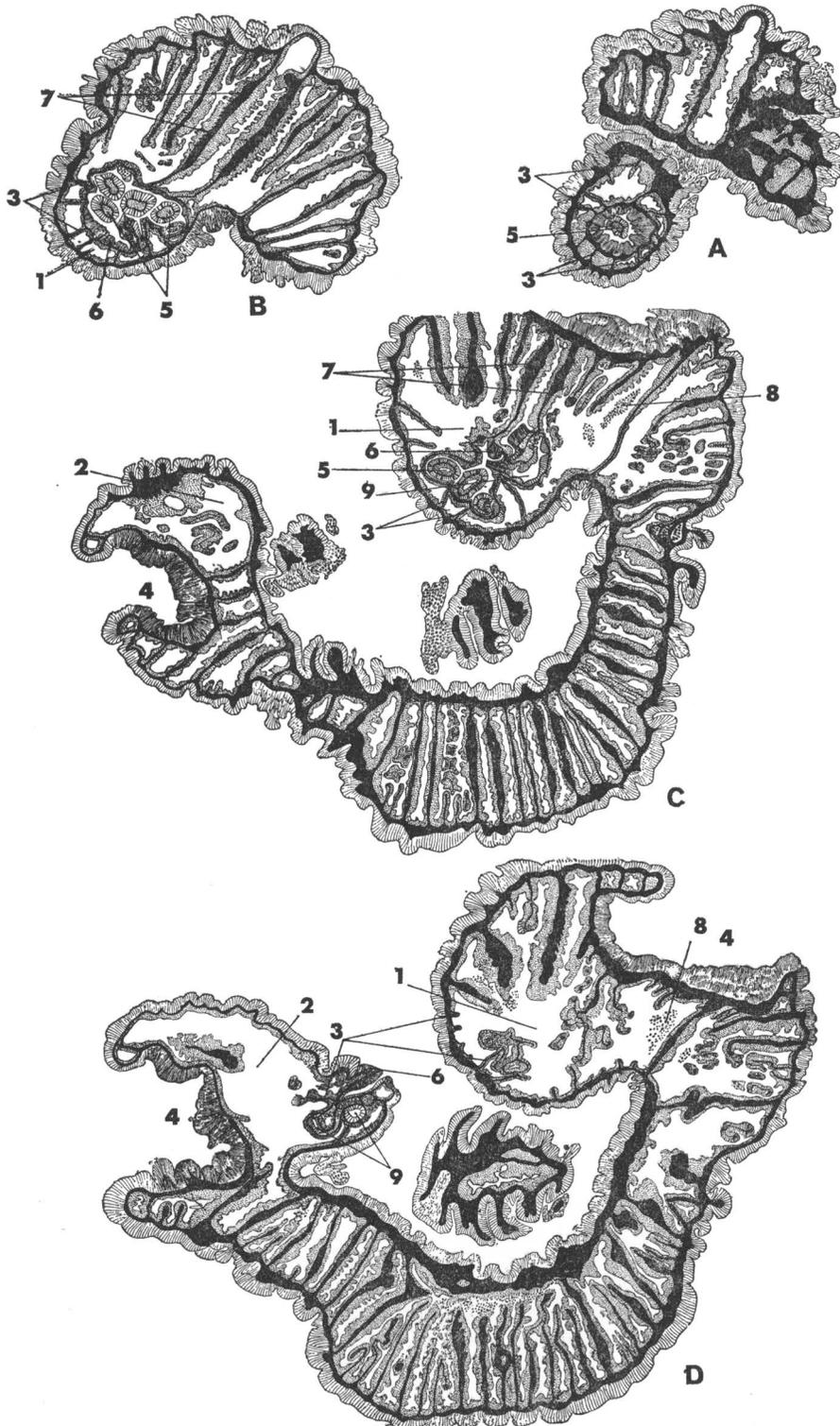


FIG. 3

Au cours de l'embryogenèse somatique, sur certaines sections de la bandelette (Fig. 3), on voit de rares éléments anciens, restes de quelques gros mésentères, participer au processus de formation. Dans ces sections, les restes des anciens mésentères complets, situés au fond de la colonne du nouvel animal qui se dresse, dégèrent tandis que les cloisons méridiennes de la nouvelle Actinie se forment dans sa cavité gastrovasculaire, aux dépens de l'insertion de mésentères nouveaux et de mésentères incomplets des ordres suivants, restes de l'ancien animal, notamment par la croissance de ces derniers le long de la paroi de la colonne en direction de l'extrémité orale (Fig. 3, A). Si parmi les mésentères anciens se trouve une paire de mésentères directeurs, elle entre dans le système de ceux du nouvel animal, en constituant le siphonoglyphe du pharynx (Fig. 3, B et C).

Les coupes (Fig. 4, A - F) permettent de comprendre l'origine du pharynx de deux Actinies ayant pris naissance aux extrémités de la bandelette. Il est évident que le pharynx se forme par invagination de l'ectoderme du disque oral transformé : les anciens mésentères et, à plus forte raison, leurs filaments mésentériques, ne participent pas à la formation du pharynx. Pendant l'invagination du pharynx, s'insèrent les nouvelles cloisons (protomésentères), soit indépendamment, soit comme d'anciens mésentères agrandis. La figure 4, E montre que la plus petite Actinie garde encore le fond de son pharynx, tandis que celui de la plus grande prend une forme tubulaire (Fig. 4, F).

L'enroulement de la bandelette et sa fixation au substrat peuvent créer des conditions originales pour l'embryogenèse somatique. Cette fixation empêche la néoformation, dans les spires-mailles de la bandelette, en raison de la soudure des faces où se formerait typiquement le disque, dans d'autres cas. Cet exemple est représenté Figure 5. Dans cette bandelette en transformation, naît une cavité gastrovasculaire commune par disparition des cloisons internes des spires et séparation des extrémités distales des mésentères de la cloison des disques pédieux ; en même temps, ces extrémités dégèrent aux points de fixation. Les mésentères incomplets forment alors des filaments à leurs extrémités libres. La cavité ainsi constituée se prolonge, chez le nouvel animal, en une cavité gastrovasculaire, où s'invagine un pharynx réduit à des protomésentères. Les mésentères anciens prennent une orientation méridienne vers l'extrémité du fragment, qui est devenue orale. La régulation le long du principal axe de symétrie nouveau rejoint celle de la symétrie dans le sens transversal : les extrémités libres des mésentères se dirigent vers le centre de la cavité tandis qu'en face, sur la cloison formée par le tissu du disque pédieux, se créent leurs antimères.

Un cas intéressant d'inversion complète de polarité a été observé sur une bandelette qui n'était pas assez longue pour s'enrouler en plusieurs spirales et dont l'une des extrémités s'était fixée au substrat. L'ectoderme du disque pédieux de cette extrémité s'est développé d'une manière particulière. Le second bout de la bandelette est devenu l'extrémité orale. Le disque oral déficient ne présente pas d'ectoderme typique mais plusieurs bosses, des tentacules, une petite invagination dans l'assise ectodermique caractéristique du pharynx et six protomésentères. Après ce changement de polarité, les mésentères primitifs de la cloison de l'ancienne bandelette se détachent et leurs bouts libres

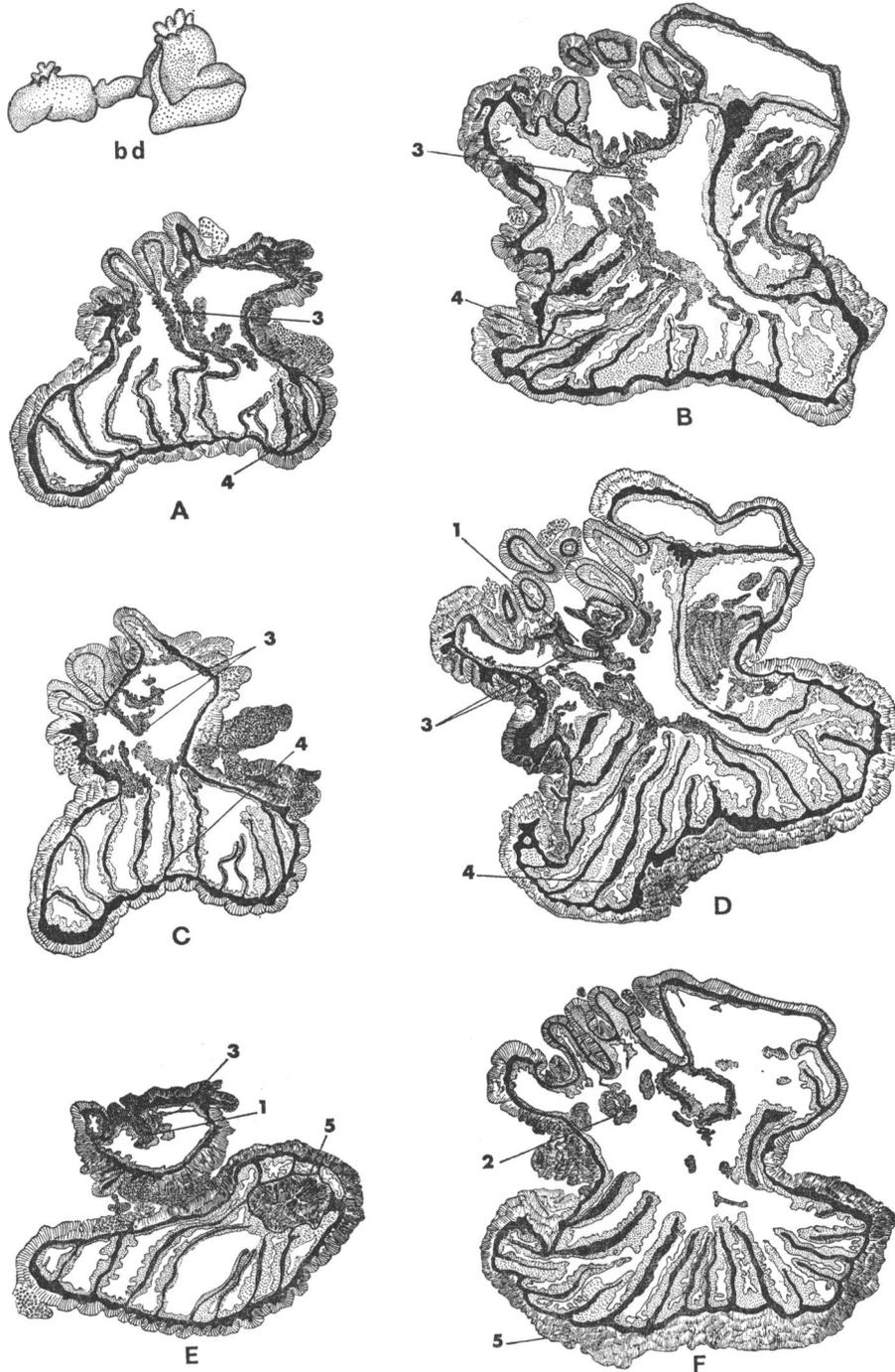


FIG. 4

Embryogenèse somatique aux extrémités de la bandelette pédieuse bd.

Série de coupes longitudinales de A à F.

1 : pharynx ; 2 : partie distale du pharynx ; 3 : protomésentères ; 4 : mésentères anciens ; 5 : ectoderme du disque pédieux.

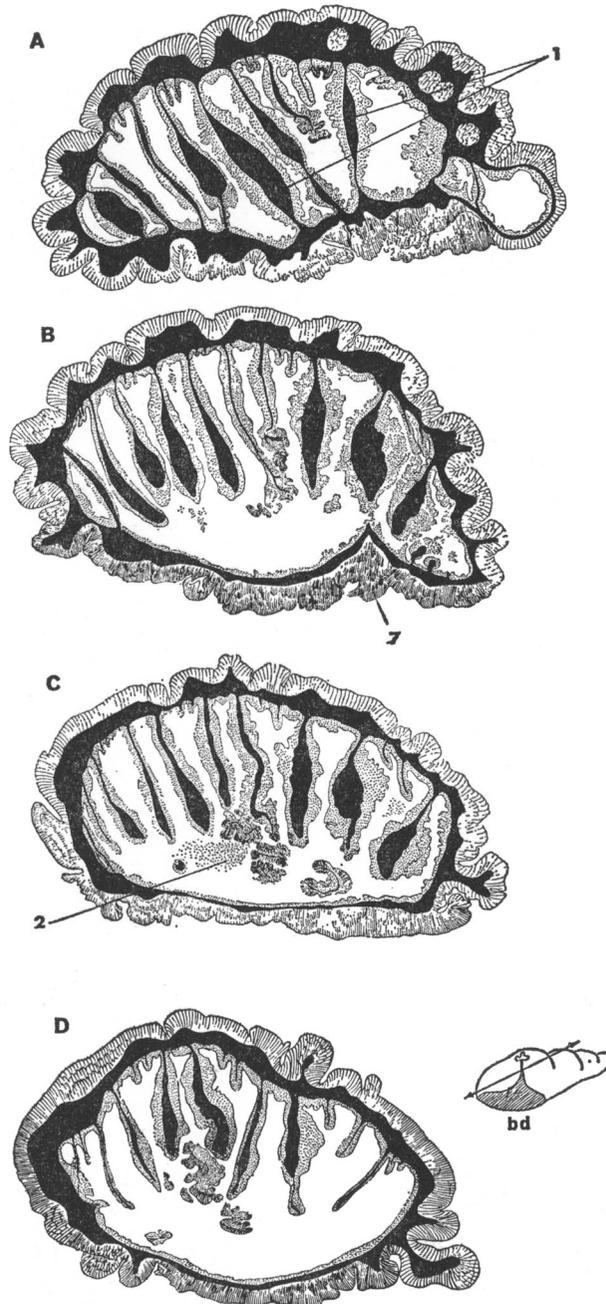


FIG. 5

Apparition de la polarité et de la symétrie nouvelle  
au cours de l'embryogenèse somatique sur la bandelette pédieuse.

bd : vue générale de la bandelette en transformation ; la flèche indique le plan des coupes.

Série de coupes transversales de A à P.

1 : mésentères anciens ; 2 : dégénérescence des extrémités distales des anciens mésentères au cours de la formation de la cavité gastrovasculaire de l'Actinie qui

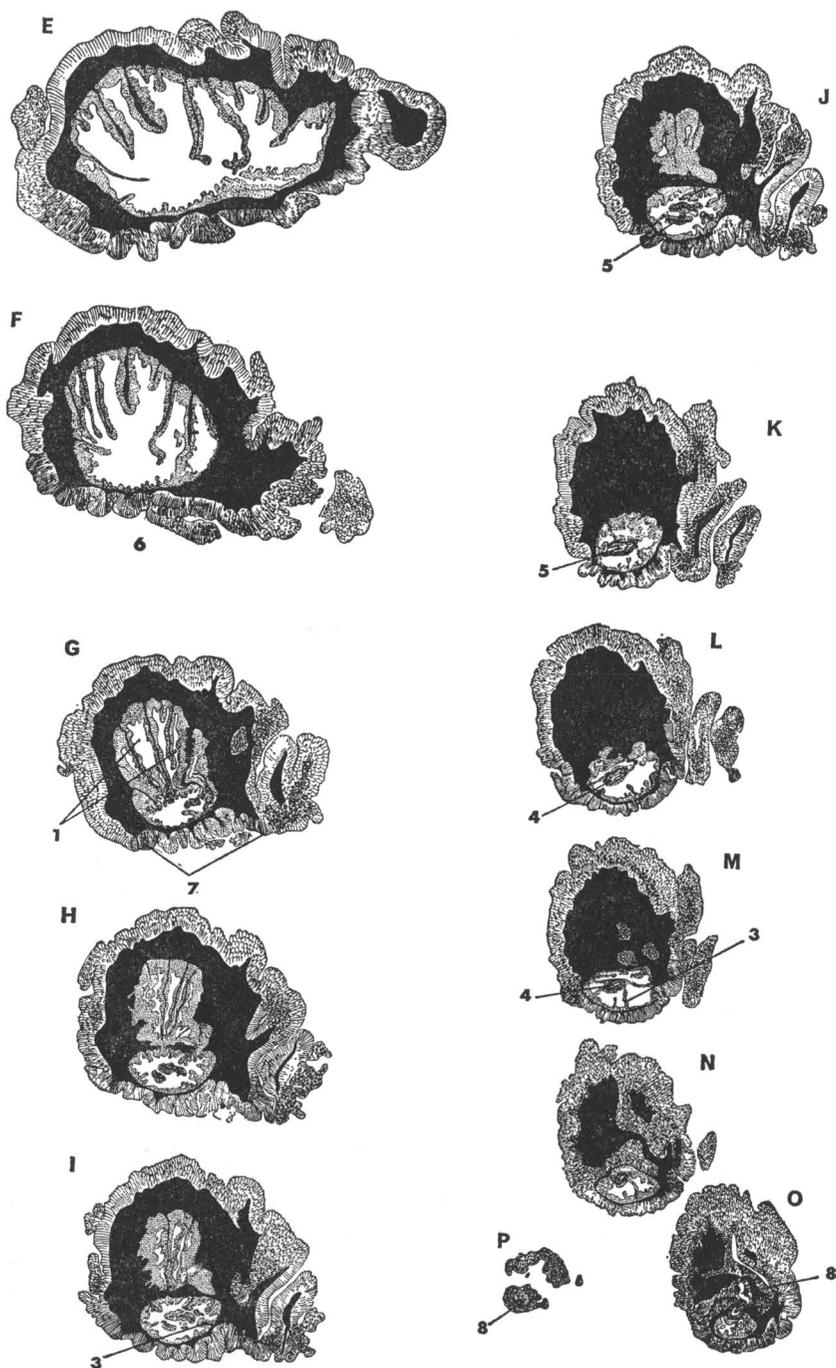


FIG. 5 (Suite)

se constitue ; 3 : protomésentères ; 4 : tube du pharynx ; 5 : traces de dégénérescence du fond du pharynx ; 6 : ébauches des antimères ; 7 : ectoderme du disque pédieux ; 8 : invagination du disque oral.

se dirigent vers son extrémité orale. Malgré ce phénomène, les mésentères anciens se désagrègent cependant (Fig. 6 ; Planche I, 5).

Dans les opérations suivies d'une embryogenèse somatique, apparaissent souvent, sur les bandelettes, de minuscules Actinies, au niveau de la paroi du corps des animaux nouvellement formés ou de la tigelle qui les reliait (Planche I, 6). L'Actinie-fille peut être privée de sole et se fixer sur une tigelle-pédicule dont la cavité prolonge celle de l'une des chambres de la mère. Ainsi, une paroi sépare les animaux des deux générations. Si la fille se développe aux dépens de la chambre maternelle, au voisinage du disque pédieux, elle possède alors une sole et la tigelle-pédicule se place sur le côté, à la limite du disque pédieux et de la colonne de l'animal. Ainsi, l'ectoderme du disque pédieux de l'Actinie-fille prolonge celui de l'Actinie-mère (Planche I, 6). Nous n'avons pu observer qu'une seule fois une pareille forme d'embryogenèse somatique sur une extrémité de la bandelette (Fig. 3, D). La

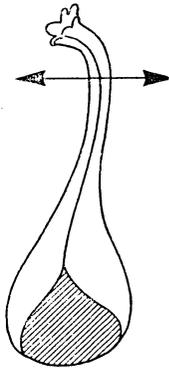


FIG. 6

Bandelette subissant l'inversion de polarité au cours de l'embryogenèse somatique ; la flèche indique le plan de la coupe.

fillette est alors située dans un plan de symétrie différent et sa polarité ne coïncide pas avec celle de l'autre extrémité de la bandelette qui subit une morphogenèse typique pour de tels cas. La cavité gastrovasculaire de l'Actinie-fille est reliée à celles de deux chambres de la bandelette mais, comme les restes des anciens mésentères cloisonnent complètement la cavité de la bandelette, la cavité gastrovasculaire de l'Actinie-fille se trouve, en fait, isolée. La formation de telles Actinies minuscules rappelle le bourgeonnement.

Sur une série de coupes transversales d'une Actinie dérivant de la transformation de l'extrémité de la bandelette et présentant un bourgeon à la liaison du disque et de la colonne, on peut mettre en évidence le processus de naissance de polypes-fils à partir d'une seule chambre (Fig. 7). Les coupes se situent du disque pédieux au disque oral, la différenciation commençant à l'extrémité orale tandis que l'extrémité aborale garde plus longtemps les traces de la régulation. A la suite de l'union et de la jonction de deux sections de la bandelette, la dernière chambre de l'une d'elles s'est trouvée exclue du système commun de chambres nouvellement formé. Les mésentères qui apparaissent dans la partie proximale de cette chambre, présentent la même tendance générale à la régénération de l'ancien plan de symétrie radiaire : leur orientation coïncide avec celle des anciens mésentères de la bandelette, vers le centre de la cavité gastrovasculaire (Fig. 7, D). Mais, l'apparition même des paires de cloisons supplé-

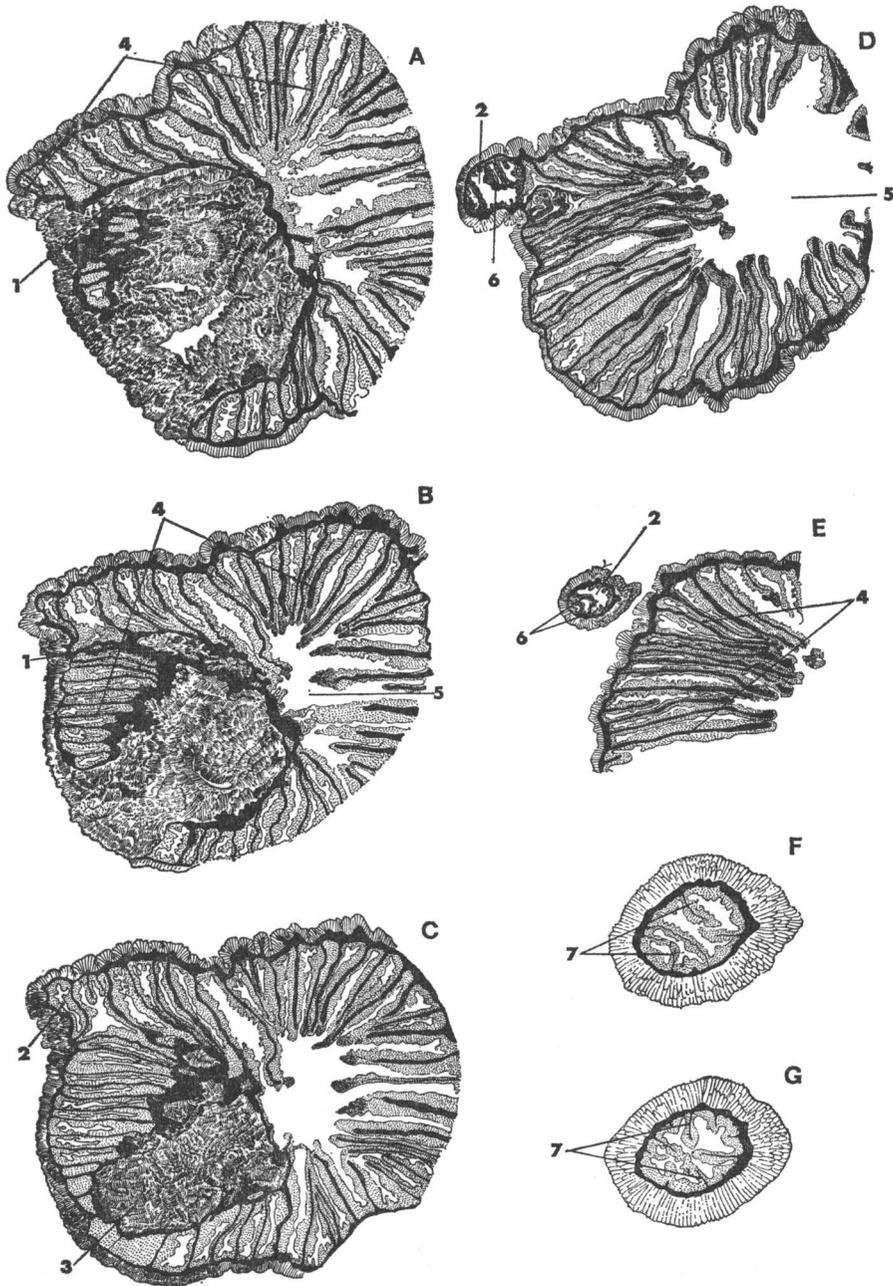


FIG. 7

Embryogenèse somatique à la base d'une seule chambre.

Série de coupes transversales de A à G.

1 : point de jonction de l'extrémité de la bandelette pédieuse et d'une portion de la maille ; 2 : une chambre isolée ; 3 : tissu du disque pédieux ; 4 : mésentères anciens ; 5 : cavité gastrovasculaire de l'Actinie-mère ; 6 : mésentères nouvellement formés de la « chambre-bourgeon » ; 7 : protomésentères.

mentaires dans cette chambre montre l'accroissement de son autonomie. La partie distale de la chambre-bourgeon abandonne la mère et ses structures internes s'individualisent de plus en plus le long de l'axe de symétrie principal nouveau. La régulation de la symétrie le long du nouvel axe de symétrie se combine avec celle de la direction transversale. Ce dernier processus se manifeste par le démembrement de deux des cloisons du « bourgeon » et leur transformation en une paire d'antimères. Le nombre de protomésentères ainsi créés se complète jusqu'à six par naissance d'une troisième paire. Puis, vers l'extrémité orale, se forment encore deux cloisons, les deux dernières paires se transformant en cavité gastrovasculaire du côté de la cloison du « bourgeon » qui est orientée vers l'Actinie-mère. Deux cloisons apparaissent encore entre celles de la deuxième et de la troisième paires, achevant la formation des douze protomésentères. Cette régulation amène à la formation d'une symétrie hexaradiaire typique, ayant les caractères de symétrie bilatérale propres aux Actinies.

### Discussion

L'analyse des résultats de ces expériences nous montre que l'embryogenèse somatique chez *M. senile fimbriatum* peut se présenter sous trois formes :

1) une régulation morphogénétique avec la participation et sur la base des éléments structuraux anatomiques de l'animal originel, caractérisée par la conservation de la polarité et la régulation de la symétrie dirigée vers la régénération du polype originel ;

2) une régulation d'un ordre plus élevé : apparition d'un nouvel axe principal de symétrie et inversion de polarité ; les anciens mésentères ne prennent pas part à la nouvelle formation ;

3) des processus locaux d'embryogenèse somatique rappelant un bourgeonnement ; le bourgeon se forme par évagination de la cloison de l'une des chambres de l'Actinie-mère ; un nouvel axe de symétrie se forme, la création des éléments anatomiques du nouvel animal est indépendante des éléments préexistants.

L'embryogenèse somatique aux extrémités de la bandelette et de l'anneau pédieux est le résultat de l'effet du mécanisme d'intégration de l'Actinie originelle. Cette action aboutit à une régulation qui tend à régénérer l'ancienne organisation de la symétrie primitive à la base des éléments anatomiques de cette portion de la bandelette ou de l'anneau qui a subi la morphogenèse. Le mécanisme d'intégration de l'ancienne Actinie est représenté ici par celle d'une longue bande de tissus uniformément organisés. Plus simplement, on peut considérer cette bandelette comme un cylindre dont la cavité est divisée par des cloisons transversales, en une série de chambres qui ne communiquent pas ; dans le cas de l'anneau, les extrémités du cylindre sont reliées en un polymère original dont la cloison mésentérique est l'unité structurale. Une faible corrélation physiologique des portions de la bandelette fait évidemment obstacle à la régénération de l'ancien individu. L'apparition de plusieurs centres autonomes de nouvelle formation assure l'embryogenèse de deux animaux et même davantage.

Ils finissent par se séparer et se libèrent par dégénérescence de la portion de bandelette qui les relie.

Quand le développement commence dans un anneau à système fermé de chambres-monomères et à plus grande intégration, la régulation aboutit à la formation d'un seul individu.

L'ontogenèse du nouveau polype, aboutissement de l'embryogenèse somatique (indépendamment des dimensions de la bandelette ou de l'anneau participant à la nouvelle formation), commence au stade de six paires de mésentères semblables aux protomésentères, également au nombre de six paires, qui se forment pendant le développement du polype à partir de la planula. La création des mésentères est particulièrement rapide dans l'anneau à cause de l'insertion, dans les chambres primaires, des mésentères préexistants. Le développement d'une seule Actinie à partir de l'anneau pédieux ne peut pas être qualifié de régénération, non seulement à cause de l'apparition de plusieurs axes de symétrie au début de la régulation, mais aussi en tenant compte de la formation des protomésentères, de l'apparition du pharynx et de toute l'ontogenèse ultérieure. On assiste ici, au cours de l'embryogenèse somatique, à l'oligomérisation, à la diminution du nombre d'organes homotypiques par apparition d'un nombre incomplet de mésentères et par la réduction de l'ordre de symétrie. Une partie des anciennes cloisons de l'anneau ne régénère pas et n'entre pas dans la constitution du nouvel animal. Avant de prendre l'aspect du polype originel, l'ébauche de la nouvelle Actinie devra évoluer d'une manière très analogue à celle du polype hexaradiaire issu de la planula.

Dans la seconde forme d'embryogenèse somatique, les conditions externes empêchaient le mécanisme d'intégration de se réaliser pleinement. Le nouvel individu développait à nouveau sa propre polarité, son propre axe de symétrie, sans aucun lien avec les éléments structuraux anatomiques de l'Actinie originelle. C'est pourquoi les processus de destruction sont particulièrement étendus dans ce cas.

L'embryogenèse somatique, comparable au bourgeonnement, est encore plus indépendante de l'organisation ancienne ; elle est fondée sur ce qu'une partie des tissus ne subit pas l'influence des mécanismes d'intégration de l'Actinie primitive et n'entre pas non plus dans la sphère d'action des mécanismes d'intégration d'un ou de plusieurs nouveaux centres de formation.

La plasticité des Actinies au niveau de l'organisme, s'explique par leur architectonique relativement simple, basée sur la répétition d'unités composantes équivalentes et par le degré de différenciation au niveau cellulaire. Du point de vue histophysiologique, cela amène à penser que la différenciation somatique n'enlève pas aux cellules leur pouvoir d'adaptation fonctionnelle et leur permet de se transformer entre certaines limites. Le problème fondamental est l'explication du rôle des cellules de la mésoglée, leur genèse, leurs rapports avec les cellules ectodermiques et endodermiques, leur autonomie physiologique et leur migration le long des fibrilles de la mésoglée, ce système continu qui présente peut-être une des possibilités de maintien et de conservation de l'intégration structurale et physiologique.

Au niveau des cellules et des tissus, l'embryogenèse somatique

implique la différenciation des cellules qui favorise une plus large réalisation de leurs possibilités histogénétiques. La formation des structures, au cours de l'embryogenèse somatique, est toujours caractérisée par de vastes destructions au niveau des cellules, des tissus et des organes. La dégénérescence morphogénétique des tissus (Glucksmann 1951) est placée sous l'influence régulatrice de l'organisme et, dans le cas de l'embryogenèse somatique, sous l'influence du nouveau centre — ou des nouveaux centres — de formation des structures. La dégénérescence qui accompagne la morphogenèse joue apparemment un double rôle : en détruisant les anciens éléments de structure, elle crée les conditions favorables à l'apparition de nouveaux éléments ; d'autre part, il est possible qu'elle dégage des substances et une énergie utilisées dans la formation des nouvelles structures (Bauer 1935, Tokine 1959, Brachet 1961).

### Резюме.

Морфо-функциональные перестройки в ответ на нарушение целостности живой системы могут быть выражены как в форме регенерации, так и в форме соматического эмбриогенеза, что зависит от высоты и характера организации животного, от уровня его интеграции и от дезинтегрирующего воздействия. «Фрагменты лацерации» *Metridium senile fimbriatum* регенерируют архитектурный план строения исходного полипа поперечной регуляцией симметрии. При увеличивающих дезинтеграцию фрагмента операциях регуляционный процесс идет по пути соматического эмбриогенеза одного или многих новых полипов, т. е. развития новых главных осей симметрии, сопровождающихся иногда инверсией полярности. Соматический эмбриогенез наблюдался на длинных полосках или кольцах ткани, вырезанных по окружности pedalного диска актинии и был выражен в трех формах:

1) морфогенетическая регуляция при участии и на базе анатомических структурных элементов исходного животного с сохранением полярности и симметризацией, направленной на восстановление исходного полипа; онтогенез нового животного начинается, однако, с формирования 4-6 пар протомезентериев, как в нормальном эмбриогенезе;

2) регуляция на уровне более высокого порядка: возникновение новой главной оси симметрии и инверсия полярности; старые мезентерии не принимают участия в формообразовании; особенно обширны процессы деструкции в старых тканях;

3) локальные процессы соматического эмбриогенеза, напоминающие почкование; «почка» формируется в виде выпячивания стенки одной из камер полипа, образующегося из полоски или кольца тканей pedalного диска исходной актинии; закладка анатомических элементов нового животного происходит вне связи со старыми. *M. senile fimbriatum* (Verrill) Залива Петра Великого представлена двумя вариантами — глубинным и обитателем скал в зоне прибой — литоральным. Опыты производились над литоральным вариантом.

### Summary

Polarity and symmetry in the somatic embryogenesis processes of *Metridium senile fimbriatum* (Verrill).

The morpho-functional reconstruction following the disturbance of a living system, can be realized by a process of regeneration or by a somatic embryogenesis, according to the level of organization of the animal, its degree of integration and the nature of the disintegrating factor. The fragments of regeneration of *Metridium senile fimbriatum* reconstitute the structural plan of the original polyp by a transversal regulation of the symmetry. After certain operations which are increasing the disintegration of the fragment, the regulation is realized by a somatic embryogenesis of one or several polyps, representing the apparition of new axis of symmetry, sometimes followed by an inversion of

the polarity. This somatic embryogenesis has been observed on long stripes or on rings cut on the circumference of the pedial disc of the sea-anemone. It appears in three different forms.

1. Morphogenetical regeneration on the basis of the structural anatomical elements of the original animal; the original polarity is conserved and the regulation of the symmetry tends to reconstruct the primitive polyp. But the ontogenesis of the new animal begins by the formation of 4-6 pairs of proto-mesenteriums, as in a normal embryogenesis.

2. Regulation on a higher level, including the apparition of a new principal axis of symmetry and the inversion of the polarity; the ancient mesenteriums are not implied in the new formation and the process of destruction in the ancient tissues is particularly extensive.

3. Local process of somatical embryogenesis, not unlike the budding; the "bud" is built as an evagination of the wall of one of the cavities of the polyp constructed with a stripe or a ring of tissue of the original sea-anemone; the creation of the anatomical elements of the new individual is not at all linked to the preexisting elements.

Two varieties of *Metridium senile fimbriatum* are coexisting in the gulf of Peter the Great (Japanese Sea); one living in the depth the other being coastal, living in the zone of surf. Our experiments have been made with the second form.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ABELOOS, M., 1961. — Les facteurs morphogénétiques dans la régénération des Actinies. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 31, pp. 11-25.
- BAUER, E.S., 1935. — Biologie théorique. *Ed. Inst. Méd. Exp. URSS, M.L.* (en russe).
- BÉKLÉMICHEV, V.N., 1964. — Principes d'Anatomie Comparée des Invertébrés. T.I.M. (en russe).
- BRACHET, J., 1960. — The biochemistry of Development. London-New York-Paris-Los Angeles.
- CARLGRÉN, O., 1909. — Studien über Regenerations und Regulationserscheinungen. I-III. *Kongl. Svenska Vet-Akad. Handl.*, 43, H. 9 und 44, H. 2.
- CHILD, C.M., 1909. — Factors of form regulations in *Harenactis attenuata*. *Journ. Exp. Zool.* VII, N.I.
- CHILD, C.M., 1910. — Further experiments on adventitious reproduction and polarity in *Harenactis*. *Biol. Bull. Woods Hole Mass.* XX, N.I., pp. 1-13.
- GLUCKSMANN, A.A., 1951. — Cell deaths in normal vertebrate ontogeny. *Biol. Rev.* 26, 1, pp. 59-86.
- KOROTKOVA, G.P., 1963. — On the types of restoration processes in Sponges. *Acta Biol. Hungariae*, XIII, pp. 386-406.
- KOROTKOVA, G.P., 1968. — De la classification de l'évolution des processus de régénération et de compensation. *Journ. Biol. Gener.* (en russe), 29, 5, pp. 515-528.
- POLTEVA, D.G., 1967. — Embryogenèse somatique chez *Metridium senile fimbriatum* (Verrill) et *Anthopleura orientalis* (Averincev). *Bull. Univ. Leningrad*, 3, pp. 34-40 (en russe).
- STEPHENSON, T.A., 1929. — On methods of reproduction as specific characters. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 16, pp. 131-172.
- TOKINE, B.P., 1959. — Régénération et embryogenèse somatique. *Ed. Univ. Leningrad* (en russe).
- VORONTSOVA, M.A. et LIOSNER, L.D., 1957. — Reproduction asexuée et régénération. *Ed. « Science soviétique »* (en russe).