

L'histogenèse régénératrice chez les phoronidiens*

Christian C. Emig

Station Marine d'Endoume et Laboratoire de Morphogenèse animale,
Université d'Aix-Marseille

Reçu le 3. Mars 1973

Regenerating Histogenesis in Phoronida

Summary. The regeneration (organogenesis) was studied by Emig, 1972a, b) of Phoronida can be divided into three phases: the first one, cicatrisation, is characterized by a provisional mesodermal scar-tissue, later the old epidermis cover this scar-tissue. The regenerating blastema, second phase, takes place by cellular dedifferentiation processes; each germ layer (ectoderm, mesoderm, endoderm) regenerates itself from its own elements. One exception only seems to be oesophagel regeneration by "metaplasia" of the prestomacal cells during the asexual reproduction. The differentiation of the amputated structures (third phase) appears submitted to the inductive influence of the mesoderm and to the trophic action of the nervous system (especially the epithelial plexus). The polarity in regeneration sets a problem in Phoronida.

Chez les phoronidiens, le pouvoir de régénération est lié à la remarquable faculté d'autotomie: d'une part, autotomie du lophophore (observée pour la première fois en 1858 par Van Beneden), et, d'autre part, scissiparité (la reproduction asexuée a été soupçonnée en 1903 par Schultz). Ces phénomènes ont fait l'objet de nombreuses observations chez la plupart des espèces de phoronidiens: *Phoronis hippocrepi* (Van Beneden, 1958; Giard, 1887; Cerfontaine, 1903; Selys-Longchamps, 1907), *Phoronis ijimai* (Ikeda, 1901; Marsden, 1957), *Phoronis muelleri* (Schultz, 1903), *Phoronis psammophila* (Cori, 1890; Selys-Longchamps, 1907; Emig, 1972a, b), *Phoronis ovalis* (Harmer, 1917; Brattström, 1943; Marcus, 1949; Lönöy, 1954; Silén, 1955), *Phoronopsis albomaculata* (Gilchrist, 1919). La régénération, étudiée sommairement par Schultz (1903a, b), Selys-Longchamps (1907), Harmer (1917) et Gilchrist (1919), a aussi été abordée par quelques études expérimentales après amputations réalisées à différents niveaux du corps (Schultz, 1903; Selys-Longchamps, 1907; Marsden, 1957; Emig, 1972a). Dans notre précédent travail (Emig, 1972a, b), nous avons étudié la régénération sous l'aspect organogénétique en étroite corrélation avec les processus de reproduction asexuée. Le but du présent travail consiste à préciser certains aspects histologiques décelables au cours des premiers stades des processus régénérateurs, en les comparant à ceux observés, ces dernières décennies, dans un grand nombre de groupes d'invertébrés et notamment chez les annélides. Ce travail permet d'orienter nos recherches d'une part vers l'aspect cytologique de la régénération et d'autre part vers la compréhension du déterminisme de la différenciation des cellules blastématiques situées sur la surface de la section réalisée sur un animal

* Ce travail a été effectué dans le cadre du contrat L. A. n° 41 au C. N. R. S.

dont la polarité n'est pas l'équivalent de l'axe antéro-postérieur des autres célomates à symétrie bilatérale.

Chez les phoronidiens (Emig, 1972c), comme chez la plupart des espèces, la régénération se déroule en trois phases distinctes: cicatrisation, édification d'un blastème, restitution des structures amputées (différenciation des tissus). Au cours de la discussion, nous nous référerons à nos précédents travaux sur la régénération et la reproduction asexuée (Emig, 1972a, b, c) et nous utiliserons également des résultats inédits portant sur la régénération et l'anatomie infra-structurale des phoronidiens.

Il faut rappeler que les processus régénérateurs suivent toujours une autotomie ou une amputation: ces derniers représentent des phénomènes habituels chez les phoronidiens et conduisent à la disparition des principaux organes vitaux (Fig. 1). L'autotomie peut concerner la région antérieure (nous avons appelé cette régénération «antérieure»), ou être reproductrice (scissiparité: Fig. 1), et, dans ce cas, nous avons nommé «régénération lophophorale» celle du lophophore dans le fragment proximal et «régénération postérieure» celle de l'ampoule dans le fragment distal. Nous n'avons jusqu'à présent envisagé que ces trois cas de régénération chez les phoronidiens, car il s'agit là de phénomènes naturels.

Résultats

1. Cicatrisation

La fermeture de la plaie par contraction musculaire correspond à un processus mécanique, mentionné par de nombreux auteurs chez les espèces les plus variées. Cette obturation favorise non seulement la cicatrisation par rapprochement des bords de la plaie, mais elle limite aussi au maximum la zone de contact avec le milieu extérieur. Le retrait de la musculature pariétale et de la fibre nerveuse géante à partir des bords de la blessure (Fig. 2a; 3a—d) a également été observé chez d'autres espèces, notamment par Chapron (1969).

a) Mise en place du bouchon cicatriciel

Dans les trois cas de régénération envisagés chez les phoronidiens (Emig, 1972a, b), un bouchon cicatriciel est constitué de cellules mésodermiques, issues principalement de la somatopleure voisine (Fig. 3a, b). La région superficielle assure la fermeture complète de la blessure; elle est formée de cellules histologiquement bien individualisées (Fig. 2a; 3a—d). La région plus profonde correspond aux manchons péritonéaux (Fig. 2a; 3a, c), issus de la splanchnopleure (sauf dans la régénération postérieure, Fig. 2c), et à la présence de nombreux célomocytes (phagocytes). Ce bouchon cicatriciel mésodermique est provisoire; il ne représente qu'un processus de fermeture de la plaie et sert de substratum aux migrations cellulaires qui rétablissent la continuité de l'épiderme (Fig. 2b, c; 3c, d). Le bouchon régresse ensuite, ce qui paraît indispensable à la poursuite de la régénération. Comme le bouchon cicatriciel des annélides (Chapron, 1970a), celui des phoronidiens constitue un stade de prérégénération. Il n'est pas un tissu blastématique et ne participe pas à l'histogenèse régénératrice, contrairement à ce qui se passe chez les sipunculien, où la fermeture de la blessure, après contraction musculaire, est assurée par des célomocytes amœboïdes qui,

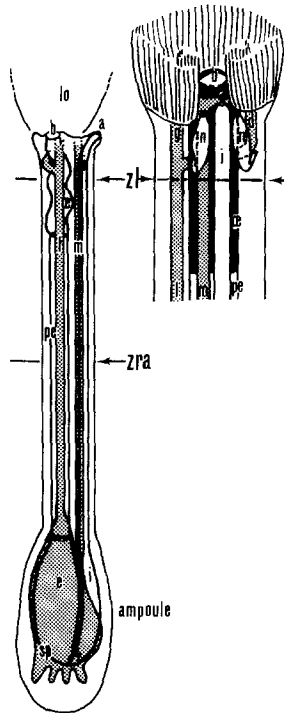


Fig. 1. Schémas du corps et de la région distale d'une *Phoronis*, avec représentation des zones d'autotomie (zl zone lophophorale; zra zone de reproduction asexuée). a anus; b bouche; d branche droite du vaisseau sanguin latéral; e estomac; g branche gauche du vaisseau latéral; i intestin; l vaisseau sanguin latéral; lo lophophore; m vaisseau sanguin médian; n néphridie; oes œsophage; pe préestomac; sp sinus sanguin péristomacal

par différenciation ultérieure, forme le mésoderme du régénérat (Schleip, 1935, 1936) et contrairement aussi à ce qui se passe chez *Owenia* où le bouchon cicatriciel est le siège de nombreuses mitoses (Buongiorno-Nardelli et Thouveny, 1966). En aucun cas des cellules ectodermiques ne participent, comme chez les bryozoaires phylactolèmes (Hyman, 1959), à la formation du bouchon cicatriciel des phoronidiens.

b) Mise en place de l'épiderme cicatriciel

Les processus de cicatrisation sont généralement différents de ceux décrits chez des invertébrés où la fermeture de la plaie se fait non par bouchon cicatriciel, mais par affrontement des parois du corps. Chez *Phoronis psammophila*, la fermeture définitive de la blessure est réalisée par la mise en place d'un épiderme cicatriciel provenant de l'épiderme ancien. Les cellules de cet épiderme cicatriciel représentent les cellules de régénération ectodermiques (Fig. 2 b, c; 3 c, d), nous confirmons aussi les travaux de Herlant-Meewis et Nokin (1963), Clark et Clark (1962), Boilly (1969).

Dans l'épiderme normal de certains phoronidiens, il existe, d'après les travaux de Silén (1954), des cellules indifférenciées. D'après nos observations en micro-

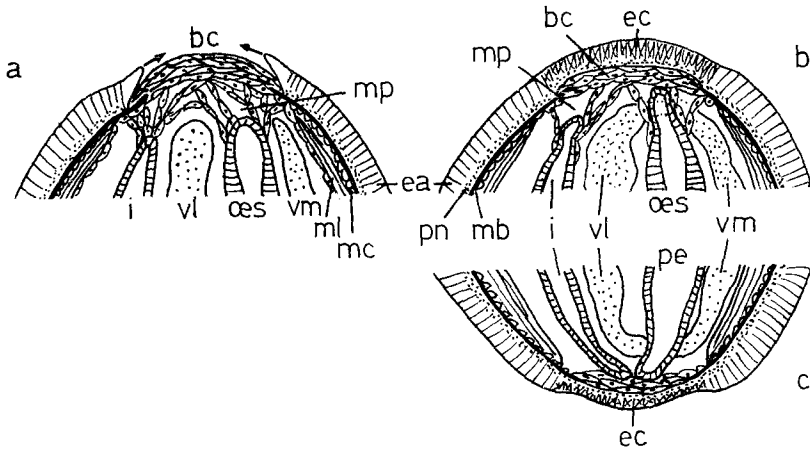


Fig. 2a—c. Schémas de la phase de cicatrization: a) Mise en place du bouchon cicatriciel; b) Recouvrement du bouchon par l'épiderme cicatriciel et rétablissement de la circulation sanguine (régénération antérieure ou lophophorale); c) Même stade que b), pour la régénération postérieure, avec absence des manchons péritonéaux. *bc* bouchon cicatriciel; *ea* épiderme ancien; *ec* épiderme cicatriciel; *i* intestin; *mb* membrane basale; *mc* muscle circulaire; *ml* muscle longitudinal; *mp* manchon péritonéal; *oes* œsophage; *pe* préestomac; *pn* plexus nerveux; *vl* vaisseau sanguin latéral; *vm* vaisseau médian

scopie électronique chez *Phoronis psammophila*, des cellules épidermiques banales se différencient progressivement en cellules glandulaires, mais la plupart des cellules épidermiques sont des éléments nettement différenciés (cellules glandulaires). Les cellules de l'épiderme ancien perdent leurs liens avec la membrane basale (Fig. 3a, c) et glissent sur les cellules du bouchon cicatriciel. Ce phénomène caractéristique de la phase de cicatrization (Abeloos, 1932) est, chez les phoronidiens, comparable à celui observé chez les annélides (Buongiorno-Nardelli et Thouveny, 1966; Thouveny, 1967; Chapron, 1970 b).

Chez *Phoronis psammophila*, tous les types cellulaires de l'épiderme ancien participent à la formation de l'épiderme cicatriciel. Le devenir des cellules glandulaires ne peut être précisé; cependant, nous pouvons émettre trois hypothèses: elles sont rejetées; elles dégèrent; elles sont «recyclées» après dédifférenciation. La dédifférenciation consisterait en la perte, partielle ou complète, de structures caractéristiques de leur état différencié (sécrétion, granules, cytosquelette, rapport avec la membrane basale); ces cellules acquièrent des caractéristiques nucléaires et cytoplasmiques qui précèdent généralement une grande activité mitotique. En effet, dès l'activation des cellules épidermiques, les sécrétions glandulaires disparaissent. Cette activation est vraisemblablement précédée sur le plan ultrastructural par des processus de dédifférenciation cellulaire comparables à ceux décrits par Hay (1959, 1962, 1968). Sur le plan de la microscopie photonique, cette activation se traduit par l'acquisition d'un noyau plus volumineux, d'un gros nucléole et d'une basophilie cytoplasmique (Fig. 3d, e, f). Ce processus est comparable à ceux décrits par Herlant-Meewis et Nokin (1963), Thouveny (1967), Boilly (1968a, b), Chapron (1969). Chez *P. psammophila*, il débute dans l'épi-

derme cicatriciel et se propage rapidement dans l'épiderme ancien. En effet, la régénération, dans cette espèce, fait intervenir une épimorphose et une morphallaxie (Fig. 3h). Les mitoses sont très nombreuses dans l'épiderme dès les premières heures de la régénération (Emig, 1972b). Les cellules ectodermiques activées se montrent capables de fournir les différents types cellulaires de l'ectoderme du régénérat.

2. Edification du blastème et amorce de la différenciation tissulaire

Chez les phoronidiens, le blastème de régénération se constitue selon un mécanisme qui, d'après nos travaux, se rattache aux modalités, maintenant généralement admises pour les autres groupes d'invertébrés, selon lesquelles un processus de dédifférenciation des tissus contigus de la zone lésée, avec récupération d'une activité mitotique, se produit dans les feuilletts primordiaux (ectoderme, mésoderme, endoderme) qui régénèrent aussi pour leur propre compte (Abeloos, 1955; Hill, 1970). Le système ectodermique (ou ecto-neural) est représenté chez l'animal normal par l'épiderme, l'épithélium œsophagien et le système nerveux, le système mésodermique par les épithéliums cœlomiques, le système endodermique par l'épithélium digestif: préestomac, estomac, intestin.

a) Ectoderme

Les cellules épidermiques indifférenciées ou banales seraient, d'après l'hypothèse que nous avons formulée dans le paragraphe précédent, à l'origine de l'épiderme cicatriciel et des structures ectodermiques (lophophore, épistome, épithélium buccal). Cependant, le processus de régénération par épimorphose est accompagné de modifications à la fois histologiques et anatomiques dans la région du corps située en arrière de la limite d'amputation. Ces remaniements, importants, peuvent être considérés comme un processus de morphallaxie (Fig. 3g, h) selon la définition donnée par les auteurs (Abeloos, 1932). La limite de la zone de morphallaxie est repérable par les processus de dédifférenciation cellulaire, l'activation de cellules dédifférenciées et la disparition de la membrane basale épidermique (Fig. 3f—i).

La membrane basale est reformée au contact des cellules épidermiques cicatricielles et des cellules du bouchon cicatriciel, lors de la régression de ce dernier (Fig. 3e). Dans les régions subissant la morphallaxie, la disparition de la membrane basale met directement en contact les cellules épidermiques, les cellules et fibres nerveuses épithéliales avec les cellules mésodermiques sous-jacentes (somatopleure) (Fig. 3f, i). Cette mise en contact est rendue possible par suite du rejet de fibres musculaires et par la sarcolyse de la musculature pariétale (Fig. 3g, h). Comme Hay (1962), nous pensons que la disparition de la membrane basale est en rapport avec des phénomènes de dédifférenciation et qu'elle facilite la mobilisation et la migration des cellules, car elle se produit toujours dans les zones d'intense régénération et précède la formation des ébauches, en particulier celles du lophophore (Fig. 3f, g, i; 4a, b).

L'œsophage, tissu d'origine ectodermique, reste en place après amputation et régénère grâce à la prolifération de ses propres cellules.

b) Mésoderme

Nous avons réalisé une étude des divers types cellulaires du mésoderme intervenant dans l'édification du blastème, en dehors de ceux qui participent à la formation du bouchon cicatriciel. En général, chez l'animal normal, les cellules de l'épithélium coelomique ne présentent que peu d'indices morphologiques de différenciation. Comme chez les annélides (Thouveny, 1967; Boilly, 1968a, 1969), ces cellules paraissent conserver des compétences histogénétiques qui permettent leur réutilisation rapide dans le blastème. Au niveau de la zone de morphallaxie, les cellules de la somatopleure et quelques cellules de la musculature pariétale se substituent à la musculature rejetée et se disposent le long de la membrane basale de l'épiderme (Fig. 3b, d—i). Dans les zones d'intense régénération, les cellules mésodermiques sont accumulées en plusieurs couches et présentent une forte «activation» (Fig. 3f, i; 4a, b, f). Ces cellules sont à l'origine des cellules coelomiques mésosomiques, du diaphragme et des néphridies. Il est impossible de faire à ce stade de la régénération une distinction nette entre les cellules mésodermiques qui participeront à la différenciation de l'ébauche postérieure et de l'ébauche antérieure du régénérat. En particulier on n'observe jamais de cellules volumineuses comme dans la régénération postérieure des annélides, cellules qui sont à l'origine du mésoderme des segments postérieurs régénérés (initiales mésodermiques, Thouveny, 1967).

Le système vasculaire est régénéré à partir de ses propres éléments après affrontement des deux vaisseaux longitudinaux (Emig, 1972a, b). Le système mésentérique régénère de proche en proche à partir des parois mésentériques anciennes. Les cellules de la splanchnopleure forment un manchon péritonéal autour de chaque extrémité du tube digestif (Fig. 2a, b; 3a); ce manchon reconstruit ensuite la splanchnopleure des régions régénérées du tube digestif (Fig. 4e).

La musculature de la paroi du corps se reforme grâce à la différenciation de myoblastes, dans lesquels on peut observer l'apparition de nouvelles fibres contractiles après une courte phase de prolifération mitotique.

c) Endoderme

Les cellules endodermiques anciennes émigrent le long du manchon péritonéal dans la régénération antérieure ou lophophorale (Fig. 2a, b). Dans le cas de la régénération postérieure, les cellules endodermiques restent au contact du bouchon cicatriciel (Fig. 2c). Dans les deux cas, ces cellules sont le siège d'une intense activation, suivie de mitoses (Emig, 1972a, b). Lors de la scissiparité, les cellules préstomacales, endodermiques, sont non seulement à l'origine de l'estomac (Fig. 4c, d), mais également à l'origine des cellules de l'œsophage, organe embryologiquement ectodermique (Fig. 4e—h). Ces cellules préstomacales sont des éléments nettement différenciés (Emig, 1968): il faut donc supposer l'existence d'un processus de dédifférenciation cellulaire très poussée, suivie d'une métaplasie, qui leur permettrait de modifier leur appartenance au feuillet embryonnaire dont elles sont issues (endoderme).

A cet égard, nous pouvons émettre deux hypothèses: — après une activation, suivie ou non de différenciation, les cellules préstomacales pourraient être rejetées et remplacées par des cellules ectodermiques provenant de l'invagination

épidermique (Fig. 4f, g), c'est-à-dire de l'épiderme cicatriciel, lors de la formation du stomodeum. Ce processus pourrait être expliqué par la ressemblance des cellules glandulaires de l'œsophage néoformé avec celles de l'épiderme cicatriciel, mais cette ressemblance apparaît tardivement (Stade 5, Emig, 1972a); — les cellules préstomacales se transforment en cellules œsophagiennes par métaplasie. Cette deuxième hypothèse est étayée par la disparition rapide, peu après l'ouverture du stomodeum, de la limite de raccordement entre épiderme et œsophage néoformé, par le fait que l'on n'observe jamais de rejet de cellules préstomacales activées et par le fait que la progression de la différenciation cellulaire se fait dans le sens antéro-postérieur (Fig. 4e—h). Si nos études en microscopie électronique permettent de confirmer que la transformation de l'endoderme en ectoderme est possible, ce processus constituera une exception à la règle généralement admise suivant laquelle chaque feuillet régénère pour son propre compte: hypothèse qui d'après les concepts émis par Hay (1968) pourrait être illustrée par les résultats de Boilly (1967a) et de Chapron (1971). Chez *Syllis amica* (Boilly, 1967a), le pharynx, tissu d'origine ectodermique, se transforme en un tissu analogue à l'intestin endodermique. Chapron (1971) a démontré chez un lombricien, *Eisenia fetida*, que le pharynx provenant embryologiquement de l'ectoderme régénère à partir d'un épithélium endoblastique dérivant de l'œsophage et se différenciant ensuite en épithélium pharyngien (après disparition de la membrane basale); les cellules glandulaires se différencient ultérieurement. Cet exemple est comparable à celui de la régénération de l'œsophage chez *Phoronis psammophila*: dans les deux cas, l'origine endodermique du pharynx ou de l'œsophage, dans la régénération, présente une formation différente de celle de l'embryogénèse.

Les cellules préstomacales, dans la régénération postérieure, subissent une activation suivie d'une différenciation en cellules stomacales, embryologiquement endodermiques, qui progresse dans le sens postéro-antérieur (Emig, 1972a) avec disparition concomitante de la membrane basale et du développement du sinus sanguin (Fig. 4c, d).

3. Mécanismes susceptibles d'intervenir dans la restitution des structures amputées

La différenciation des tissus et la restitution des structures amputées représentent la troisième étape des processus régénérateurs. Elles ont déjà fait l'objet d'une longue étude descriptive (Emig, 1972a, b, c), aussi mettrons-nous l'accent sur certains mécanismes qui pourraient intervenir dans cette dernière étape.

a) Influence inductrice du mésoderme

Après disparition de la membrane basale, les cellules mésodermiques disposées en couche unicellulaire sont toujours au contact direct soit de l'ectoderme et de la couche nerveuse épithéliale (lophophore, œsophage, épistome, . . .), soit de l'endoderme (tube digestif: préestomac, intestin, . . .) (Fig. 3e, f, g, i; 4a, b, e, g). Mais dans les zones où le processus de régénération est intense, ces cellules mésodermiques se disposent sur deux ou trois couches (Fig. 3f, i; 4a, b, f). Ce tissu mésodermique s'organise d'emblée au contact de certaines structures an-

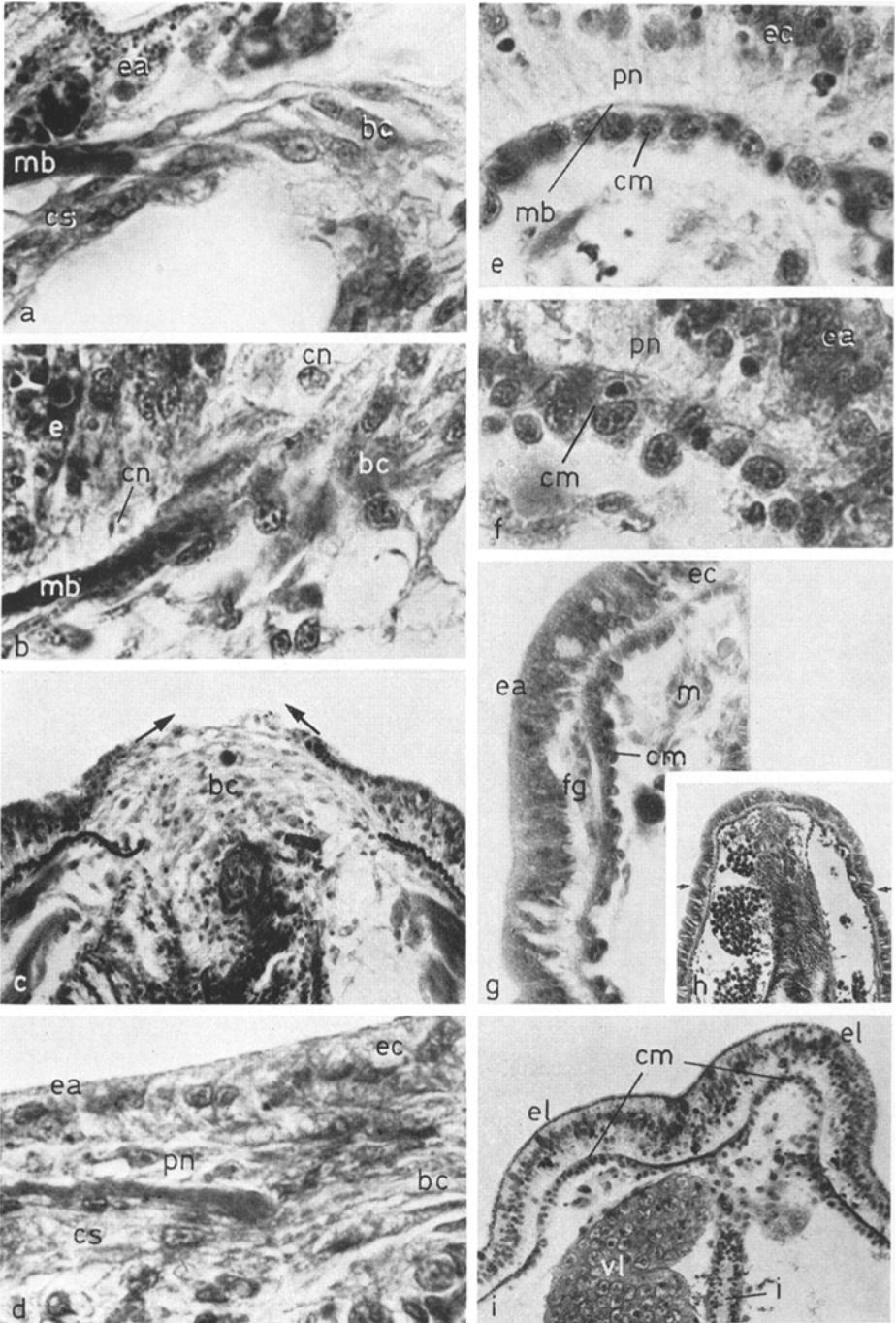


Fig. 3a—i. Coupes longitudinales de *Phoronis psammophila*. a) Mise en place des cellules du bouchon cicatriciel, par migration des cellules somatopleurales ($0,80 \mu$); b) Formation du plexus nerveux entre l'épiderme et le bouchon cicatriciel ($0,83 \mu$); c) Bouchon cicatriciel

ciennes qui ne dégèrent pas dans la souche, par exemple l'appareil circulatoire, le tube digestif; les vaisseaux sanguins ainsi reformés se différencient pour donner, selon des modalités déjà décrites, un appareil circulatoire lophophoral ou postérieur, avant même que les structures épithéliales ne soient mises en place. Cette disposition du mésoderme laisse supposer que celui-ci joue un rôle inducteur primordial dans le développement de ces ébauches. Boilly (1967 b) a déjà établi, chez une annélide polychète, que le mésoderme est indispensable à la croissance et à la métamérisation. Chez les Sabelles, Abeloos (1955) mentionne l'influence inductrice exercée par le mésoderme sur l'ectoderme.

b) Influence du système nerveux

Dans la régénération de divers groupes zoologiques, nombreux sont les auteurs qui attribuent au système nerveux un rôle trophique prépondérant (Avel, 1950; Durchon, 1967; Boilly, 1968 b; Fishelson et Kidron, 1968).

Chez les phoronidiens, nous pensons que le plexus nerveux joue un rôle prépondérant, mais la fibre géante située latéralement (Fig. 3 g) ne paraît intervenir ni dans la mise en place du blastème ni dans la différenciation du régénérat. Cette fibre se retire généralement du plan de section. Seul le plexus nerveux intraépithélial dans la zone de dédifférenciation et cellules nerveuses et axones sont présents dans le blastème dès les premiers stades (Fig. 3 b, d, e, f, g, i; 4 a, b). Ceci pourrait expliquer que l'activation ectodermique et mésodermique apparaisse simultanément dans l'ensemble du blastème. Cette disposition histologique du tissu nerveux ne permet pas d'envisager une intervention localisée de ce tissu dans la différenciation des régénérats. La présence de cellules et fibres neurosécrétrices, que nous avons observées en microscopie électronique dans les trois feuillets, explique peut-être la participation intensive de tous les tissus à la régénération.

Conclusions

La régénération des phoronidiens est la suite inéluctable du processus d'autotomie (autotomie de la région antérieure, scissiparité, bourgeonnement) ou de l'amputation, phénomènes normaux, qui jouent un rôle important dans la bio-

(régénération lophophorale) avec début du recouvrement par l'épiderme ancien (3,2 μ); d) Fin de la phase de cicatrisation: dédifférenciation des cellules épidermiques et présence du plexus épithélial (0,86 μ); e) Cellules mésodermiques somatopleurales contre la membrane basale de l'épiderme cicatriciel, disposées en couche unicellulaire (0,80 μ); f) Disposition sur plusieurs niveaux des cellules mésodermiques et disparition de la membrane basale épidermique, dans une zone de morphallaxie (0,80 μ); g) Zone de morphallaxie (régénération antérieure) avec extrémité de la fibre géante nerveuse; on observe le rejet de la musculature qui est remplacée par des cellules mésodermiques (2,2 μ); h) Zones de morphallaxie de l'épiderme, jusqu'au niveau des flèches, dans la régénération antérieure (10,6 μ); i) Zones d'intense régénération marquée par l'accumulation de cellules mésodermiques et correspondant aux ébauches du lophophore (4,8 μ). Les dimensions en μ correspondent à 1 mm sur les photographies. *bc* bouchon cicatriciel; *cm* cellule mésodermique; *cn* cellule nerveuse; *cs* cellule somatopleurale; *ea* épiderme ancien; *ec* épiderme cicatriciel; *el* ébauche lophophorale; *fg* fibre nerveuse géante; *i* intestin; *m* muscles; *mb* membrane basale; *pn* plexus nerveux; *vl* vaisseau latéral

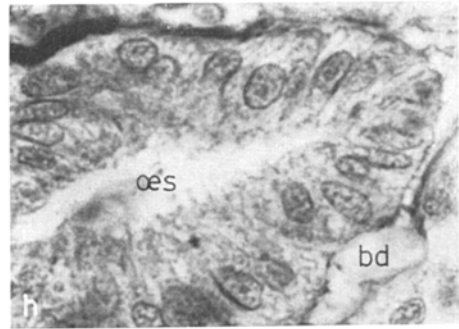
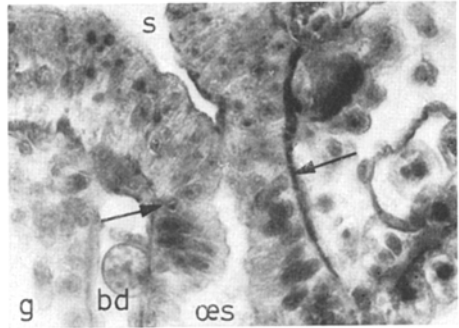
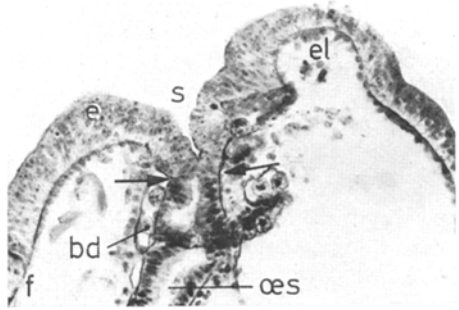
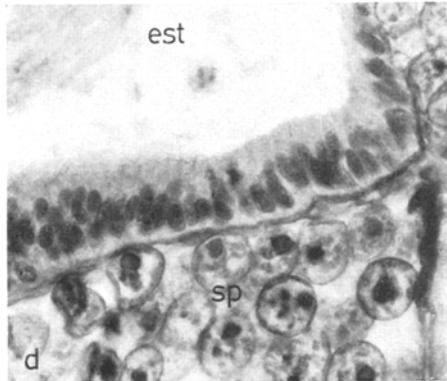
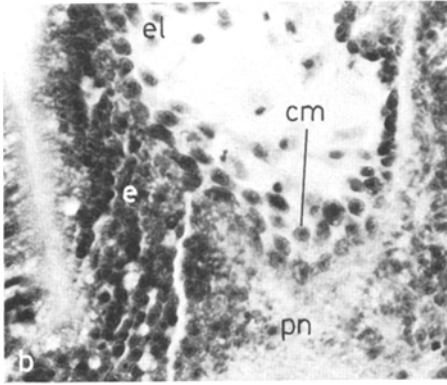
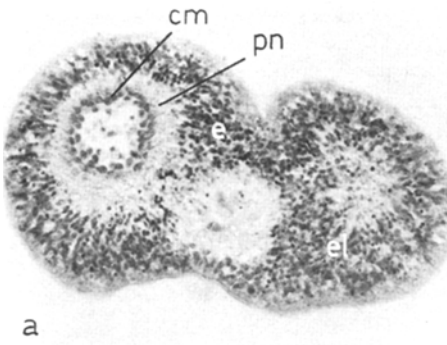


Fig. 4a-h

logie des phoronidiens. L'autotomie provoque le rejet des principaux organes vitaux (rejet compensé par une régénération très rapide), mais n'entraîne pas pour autant, semble-t-il, une profonde perturbation ou un réel déséquilibre physiologique. D'ailleurs, la régénération après autotomie relève de la physiologie de l'animal (régénération physiologique, Abeloos, 1932). Cela s'explique par le fait que l'autotomie n'apparaît ni comme une réaction défensive, ni comme due à un «environmental stress» (comme chez les holothuries, Smith, 1971), mais comme un processus s'inscrivant dans la physiologie normale des phoronidiens (Emig, 1972b). Ceci minimise les conséquences d'une amputation qui, pour la *Phoronis*, n'est plus réellement traumatisante, mais correspond à une «autotomie involontaire».

Les phoronidiens illustrent l'opinion d'Abeloos (1932): les formes animales capables de se reproduire par voie asexuée sont également capables de régénération traumatique. Les tissus des phoronidiens présentent à cet égard une grande plasticité histogénétique, ce qui les rapprochent des entéropeustes chez lesquels la régénération du proboscis et du collier s'effectue soit par accroissement des tissus anciens soit par morphallaxie (Dawydoff, 1909; Rao, 1955), ces deux processus pouvant intervenir simultanément dans les deux groupes zoologiques.

La régénération des phoronidiens, comme celle de la plupart des animaux, comporte trois phases: la cicatrisation, l'édification d'un blastème et la restitution des structures amputées. Les deux premières phases, semblables dans les trois cas de régénération envisagées (antérieure, lophophorale, postérieure), se déroulent rapidement: la première phase se caractérise par la formation d'un bouchon cicatriciel provisoire, mésodermique, ne participant pas à la morphogenèse régénératrice et qui est ultérieurement recouvert par l'épiderme; la seconde phase montre la mise en place des cellules régénératrices. Le matériel cellulaire de chacun des feuilletts primordiaux (ectoderme, mésoderme, endoderme) provient des tissus proches de la blessure et conserve sa spécificité. Une exception paraît résider dans la régénération de l'œsophage par «métaplasie» des cellules du préestomac au cours de la reproduction asexuée. Le blastème n'est donc pas issu d'une masse de tissus indifférenciés ou d'une accumulation de cellules particulières à structure simple comme les néoblastes, mais fait intervenir des processus de dédifférenciation cellulaire. La différenciation des structures amputées représente la troisième phase des processus régénérateurs: elle paraît se produire d'emblée pour certaines structures du mésoderme, mais l'ectoderme semble soumis

Fig. 4. a) Coupe transversale dans les ébauches du lophophore; les cellules mésodermiques sont au contact du plexus nerveux ($5,5 \mu$); b) Comme a, mais les ébauches lophophorales sont plus développées ($1,5 \mu$); c) Transformation des cellules préstomacales activées en cellules stomacales ($0,80 \mu$); d) Nouvelles cellules stomacales en cours de différenciation ($1,2 \mu$); e) Métaplasie des cellules préstomacales (régénération lophophorale) avant l'ouverture du stomodeum ($0,81 \mu$); f) Coupe longitudinale au moment de l'ouverture du stomodeum (régénération lophophorale); les flèches indiquent la limite entre l'épiderme cicatriciel et l'œsophage néoformé ($4,5 \mu$); g) Détail de f) ($1,3 \mu$); h) Cellules œsophagiennes en différenciation (régénération lophophorale) après la métaplasie ($0,83 \mu$). Les dimensions en μ correspondent à 1 mm. *bd* branche droite du vaisseau latéral; *cm* cellule mésodermique; *e* épiderme; *el* ébauche lophophorale; *est* estomac; *œs* œsophage; *pn* plexus nerveux; *s* stomodeum; *sp* sinus sanguin péristomacal

à l'influence inductrice de ce dernier. Le système nerveux, principalement le plexus nerveux épithélial, semble également jouer, comme chez les annélides, un rôle trophique dans les phénomènes d'activation cellulaire.

Malgré une organisation morphologique et anatomique complexe, les phoronidiens conservent de grandes facultés de régénération qui correspondent à un phénomène physiologique remarquable et unique que nous n'avons pu comparer à aucun autre processus connu dans d'autres groupes zoologiques (annélides sabellidés, ectoproctes, endoproctes, . . .). Ce phénomène est parfaitement adapté à la biologie des phoronidiens. Cette adaptation s'explique d'une part par la grande faculté de reproduction asexuée et d'autre part par la nécessité d'un rejet cyclique du lophophore pour éliminer les déchets métaboliques. Cette adaptation se traduit par une restitution rapide des parties manquantes grâce à une succession de processus simples, selon un plan parfait d'organisation, dans les trois cas de régénération. La reconstitution des structures amputées ne met en jeu qu'un minimum de moyens grâce à une parfaite organisation de la régénération, ce qui est remarquable par rapport aux autres groupes d'invertébrés.

Par opposition à ce qui s'observe chez d'autres animaux métamérisés à symétrie bilatérale, le blastème antérieur de régénération (constitué par les tissus cicatriciels et ceux subissant la morphallaxie) présente une double potentialité: céphalique (bouche, lophophore) et caudale (anus, papille anale). Rien pourtant ne permet de distinguer deux régions dans ce blastème. La conception dualiste, sans être territoriale, de la régénération des annélides (Abeloos, 1955), fondée sur l'existence de deux champs (système ecto-neural; système mésodermique), va sous certain aspect dans ce sens; encore que chez les phoronidiens «régénération céphalique» et «régénération caudale» (qui correspondent à la régénération antérieure ou lophophorale) présentent un parfait synchronisme dans les processus régénérateurs et dans l'intervention des systèmes ecto-neural et mésodermique. Chez les phoronidiens, la terminologie de blastème antérieur (ou céphalique et caudale) et de blastème postérieur est donc équivoque, d'autant que le blastème qui permet la régénération de l'ampoule dans les fragments antérieurs n'est pas l'équivalent d'un blastème postérieur, mais doit être considéré comme un blastème ventral. Le problème de la polarité dans la régénération est donc à reconsidérer pour les phoronidiens.

Il faut aussi remarquer que la différenciation des tissus se produit, à partir des structures persistant dans la souche, en direction proximo-distale de proche en proche, contrairement à ce que l'on observe dans la régénération antérieure des annélides.

Références

- Abeloos, M.: La régénération et les problèmes de la morphogenèse. Paris: Gauthier-Villars 1932
- Abeloos, M.: Le problème morphogénétique dans la régénération des annélides polychètes. Bull. Soc. zool. Fr. **80**, 228—256 (1955)
- Avel, M.: Les problèmes des inductions dans la régénération de la tête chez les lombriciens. Année biol. **26**, 241—256 (1950)
- Beneden, P. van: Note sur un annélide céphalobranche sans soies, désigné sous le nom de *Crepina*. Ann. Sci. nat. **10**, 11—23 (1858)
- Boilly, B.: Sur la régénération d'un intestin dans la zone pharyngienne chez *Syllis amica* Quatrefages (Annélide polychète). Cah. Biol. mar. **8**, 221—231 (1967a)

- Boilly, B.: Rôle du mésoderme dans la différenciation du blastème de régénération chez une annélide polychète (*Syllis amica* Quatrefages). Bull. Soc. zool. Fr. **92**, 331—335 (1967b)
- Boilly, B.: Etude ultrastructurale de l'évolution des tissus impliqués dans la régénération céphalique et caudale de *Syllis amica* Q. (Annélide polychète). I. La dédifférenciation. J. Microscopie **7**, 865—876 (1968a)
- Boilly, B.: II. L'activation et la différenciation. J. Microscopie **7**, 877—894 (1968b)
- Boilly, B.: Sur l'origine des cellules régénératrices chez les annélides polychètes. Arch. Zool. exp. Gén. **110**, 125—144 (1969)
- Brattström, H.: *Phoronis ovalis* Wright, eine für die skandinavische Fauna neue Phoronide aus Øresund. Act. Univ. Lund. (Unders. över Øresund) **39** (2), 1—17 (1943)
- Buongiorno-Nardelli, M., Thouveny, Y.: Données histochimiques et enzymologiques sur la régénération antérieure de l'annélide polychète *Owenia fusiformis* (Delle Chiaje). Bull. Biol. Fr. Belg. **100**, 487—517 (1966)
- Cerfontaine, P.: Recherches expérimentales sur la régénération et l'hétéromorphose chez *Astroides calycularis* et *Pennaria cavolinii*. Arch. Biol. (Paris) **19**, 245—317 (1903)
- Chapron, C.: Contribution à l'étude histologique et infrastructurale de la régénération céphalique chez le lombricien *Eisenia fetida* (Sav.). Thèse Dr. Sci. nat., Univ. Bordeaux
- Chapron, C.: Régénération céphalique chez le lombricien *Eisenia fetida unicolor*: structure, origine et rôle du bouchon cicatriciel. Arch. Zool. exp. gén. **111**, 217—227 (1970a)
- Chapron, C.: Etude histologique, infrastructurale et expérimentale de la régénération céphalique chez le lombricien *Eisenia fetida unicolor* (Sav.). Ann. Embryol. Morphogen. **3**, 235—250 (1970b)
- Chapron, C.: Etude de l'origine et de la différenciation du pharynx au cours de la régénération chez l'annélide *Eisenia fetida*. J. Embryol. exp. Morph. **25**, 439—455 (1971)
- Clark, M. E., Clark, R. B.: Growth and regeneration in *Nephtys*. Zool. Jb. Abt. alg. Zool. u. Physiol. **70**, 24—90 (1962)
- Cori, C. J.: Untersuchung über die Anatomie und Histologie der Gattung *Phoronis*. Z. wiss. Zool. **51**, 480—568 (1890)
- Dawydoff, C.: Beobachtung über den Regenerationsprozeß bei den Enteropneusten. Z. wiss. Zool. **93**, 237—305 (1909)
- Durchon, M.: Rôle du système nerveux dans la régénération chez les annélides. Bull. Soc. zool. Fr. **92**, 319—331 (1967)
- Emig, C. C.: Ultrastructure du tube digestif de *Phoronis psammophila* Cori. II. Pré-estomac et intestin. Arch. Zool. exp. gén. **109**, 145—155 (1968)
- Emig, C. C.: Reproduction asexuée chez *Phoronis psammophila*. Mar. Biol. **13**, 247—258 (1972a)
- Emig, C. C.: Régénération de la région antérieure de *Phoronis psammophila* Cori. Z. Morph. Tiere **73**, 117—144 (1972b)
- Emig, C. C.: Etude des phoronidiens (Systématique, régénération). Thèse Dr. Sci. nat., Univ. Aix-Marseille (1972c)
- Fishelson, L., Kidron, G.: Experiments and observations on the histology and mechanism of autotomy and regeneration in *Gena varia* (Prosobranchia, Trochidae). J. exp. Zool. **169**, 93—106 (1968)
- Giard, A.: L'autotomie dans la série animale. Rev. Sci. **12**, (20) 629—630 (1887)
- Gilchrist, J. D.: Reproduction by transverse fission in *Phoronopsis*. Quart. J. micr. Sci. **63**, 493—503 (1919)
- Harmer, S. F.: On *Phoronis ovalis*. Quart. J. micr. Sci. **62**, 115—148 (1917)
- Hay, E. D.: Electron microscopic observations of muscles dedifferentiation in regenerating *Amblystoma* limbs. Develop. Biol. **1**, 555—585 (1959)
- Hay, E. D.: Cytological studies of dedifferentiation and differentiation in regenerating amphibian limbs. In: Regeneration, p. 177—210 (D. Rudnick ed.). New York: Ronald Press Co 1962
- Hay, E. D.: Dedifferentiation and metaplasia in vertebrate and invertebrate regeneration. In: Results and problems in cell differentiation vol. 1. The stability of the differentiated state, p. 85—108 (H. Ursprung ed.). Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1968
- Herlant-Meewis, H., Nokin, A.: Cicatrisation et premiers stades de régénération pygidiale chez *Nereis diversicolor*. Ann. Soc. roy. Zool. Belg. **93**, 137—154 (1963)

- Hill, S. D.: Origin of the regeneration blastema in polychaeta annelids. *Amer. Zoologist* **10**, 101—112 (1970)
- Hyman, L. H.: The invertebrates, vol. 5. Smaller coelomates groups. New York: MacGraw-Hill 1959
- Ikeda, I.: Observations on the development, structure and metamorphosis of *Actinotrocha*. *J. Coll. imp. Univ. Tokyo* **13**, 507—592 (1901)
- Lönöy, N.: Comparative anatomical study on *Phoronis ovalis* Wright from norwegian, swedish and brazilian waters. *Univ. Bergen Arb. (nat. Rekke)* **2**, 1—23 (1954)
- Marcus, E.: *Phoronis ovalis* from Brazil. *Bolm. Fac. Filos. Ciênc. Univ. S. Paulo (Zool.)* **14**, 157—170 (1949)
- Marsden, J. C.: Regeneration in *Phoronis vancouverensis*. *J. Morph.* **101**, 307—323 (1957)
- Rao, K.: Morphogenesis during regeneration in an enteropneust. *J. animal Morph. Physiol.* **1**, 1—7 (1955)
- Schleip, W.: Der Regenerationsstrang bei *Phascolosoma minutum* Kef. (Sipunculidae). *Z. wiss. Zool.* **146**, 105—122 (1935)
- Schleip, W.: Die Regenerationsvorgänge nach Amputation des Hinterendes von *Phascolosoma minutum* Kef. (Sipunculidae). *Z. wiss. Zool.* **147**, 59—67 (1936)
- Schultz, E.: Aus dem Gebiete der Regeneration. III. Über die Regenerationserscheinungen bei *Phoronis mülleri* Selys-Longchamps. *Z. wiss. Zool.* **75**, 391—420 (1903a)
- Schultz, E.: Aus dem Gebiete der Regeneration. IV. Über die Regenerationserscheinungen bei *Actinotrocha branchiata* Müller. *Z. wiss. Zool.* **75**, 473—494 (1903b)
- Selys-Longchamps, M. de: *Phoronis*. *Fauna Flora, Golf Neapel* **30**, 1—280 (1907)
- Silén, L.: On the nervous system of *Phoronis*. *Ark. Zool.* **6**, 1—40 (1954)
- Silén, L.: Autotomized tentacle crowns as propagative bodies in *Phoronis*. *Acta zool. (Stockh.)* **36**, 159—165 (1955)
- Smith, G. N.: Regeneration in the sea cucumber *Leptosynapta*. I. The process of regeneration. *J. exp. Zool.* **177**, 319—330 (1971)
- Thouveny, Y.: Les systèmes histogénétiques et la différenciation cellulaire dans la morphogénèse des annélides polychètes. *Arch. Zool. exp. gén.* **108**, 347—520 (1967)

Dr. Christian C. Emig
Station Marine d'Endoume
Rue de la Batterie-des-Lions
F-13007 Marseille
France