

## Recherches sur l'inhibition de la régénération du pharynx chez les planaires

### II. Variations d'intensité du facteur inhibiteur suivant les espèces et les phases de la régénération

Par CATHERINE ZILLER-SENGEL<sup>1</sup>

*Institut d'Embryologie et de Tératologie expérimentales du Collège  
de France et du C.N.R.S., Nogent-sur-Marne.*

*Directeur: Professeur Etienne Wolff*

---

Des expériences effectuées dans un travail antérieur (Ziller-Sengel, 1967) ont montré qu'il existe dans la région pharyngienne des planaires un facteur auto-inhibiteur, capable d'empêcher la formation d'un pharynx si un pharynx est déjà présent. Cette inhibition est due à l'activité d'une substance spécifique diffusible, localisée dans la région pharyngienne. La substance inhibitrice de la formation du pharynx n'est décelée ni dans des extraits de têtes, ni dans des extraits de queues, ni dans des extraits de pharynx. C'est cette substance qui, au cours de la régénération normale du pharynx, empêcherait la formation simultanée de plusieurs pharynx (Wolff, 1962; Wolff, Lender & Ziller-Sengel, 1964; Ziller-Sengel, 1965).

Dans le présent travail, nous avons entrepris de nouvelles expériences sur les propriétés du facteur auto-inhibiteur de la régénération du pharynx chez les planaires: d'une part, nous avons étudié le cas d'une race scissipare asexuée de *Dugesia tigrina*. Les animaux de cette race présentent souvent le phénomène de polypharyngie, ce qui pose un problème en ce qui concerne l'auto-inhibition pharyngienne. D'autre part, nos recherches ont porté sur l'évolution du facteur auto-inhibiteur lorsque la zone pharyngienne est dépourvue de son pharynx et que cet organe est en cours de régénération.

Ces expériences ont été effectuées à l'aide de la méthode des extraits de tissus, dont les détails techniques ont été exposés dans un travail précédent (Ziller-Sengel, 1967).

<sup>1</sup> *Adresse de l'auteur*: Institut d'Embryologie et de Tératologie expérimentales du Collège de France et du C.N.R.S., 49 bis, Avenue de la Belle Gabrielle, 94-Nogent-sur-Marne, France.

I. L'INHIBITION DE LA REGENERATION DU PHARYNX  
DANS UNE RACE SCISSIPARE DE *DUGESIA TIGRINA*

Une des souches de planaires élevées au laboratoire est une race asexuée, scissipare, de *Dugesia tigrina*. Ces planaires ont la particularité de présenter souvent des hypermorphoses, surtout des pharynx supplémentaires. On dénombre, dans un lot de 200 planaires, 23 animaux à deux ou trois pharynx. Des faits semblables, ainsi que d'autres monstruosité (têtes ou queues supplémentaires, excroissances) ont été signalés par Goldsmith (1939, 1941) et par Stéphan (1963, 1965), également chez des souches asexuées de *Dugesia tigrina*.

On peut se demander si chez ces planaires hypermorphiques la présence de pharynx surnuméraires n'est pas due à une défaillance de l'inhibition. Il est possible d'imaginer que dans cette race scissipare de *Dugesia tigrina*, la substance inhibitrice est moins active ou moins abondante que chez les *Dugesia tigrina* sexuées, les *Dugesia lugubris* ou les *Polycelis nigra*, espèces chez lesquelles on n'observe jamais de pharynx supplémentaires.

Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons répété l'expérience de comparaison entre extraits pharyngiens et extraits céphaliques en utilisant comme animaux expérimentaux ainsi que pour la préparation des extraits, des planaires de la race scissipare de *Dugesia tigrina*. Dans une première expérience, la régénération du pharynx a été observée en présence d'extraits de têtes et de régions pharyngiennes totales; dans une deuxième série, l'action de l'extrait céphalique a été comparée à l'action d'extrait de régions pharyngiennes sans pharynx. La concentration d'extrait utilisée dans la première série est de 0,73 %. La durée de l'expérience est de 7 jours. Dans la deuxième série, la concentration d'extrait est de 0,46 %. La durée de l'expérience est de 10 jours.

Les résultats de ces deux séries sont donnés par les courbes des Figs. 1 et 2.

Les vitesses de régénération du pharynx sont très voisines dans tous les groupes. L'extrait de régions pharyngiennes totales semble ralentir très légèrement la régénération, mais l'effet est de courte durée et n'est pas significatif ( $P > 0,05$ ). Dans l'expérience avec l'extrait de zones pharyngiennes sans pharynx, les différences entre les courbes sont encore plus faibles: l'extrait pharyngien n'est pas inhibiteur.

Dans ces expériences, l'action spécifique de l'extrait de régions pharyngiennes est nulle ou presque nulle. Nous n'obtenons une très faible inhibition que dans l'expérience où la dose d'extrait est la plus forte (0,73 %). Dans l'autre expérience, où l'effet est nul, la dose (0,46 %) est comparable à celle que nous avons utilisée pour l'expérience avec les *Dugesia tigrina* sexuées, où l'action inhibitrice de l'extrait pharyngien était très évidente.

Il semble donc bien que dans cette race asexuée de *Dugesia tigrina*, l'inhibition exercée par la zone pharyngienne soit sinon totalement absente, du moins très faible en comparaison avec les résultats obtenus dans les autres races et espèces. En fait, la substance inhibitrice du pharynx doit exister également dans cette

souche scissipare, puisqu'un certain pourcentage des animaux seulement présente des hypermorphoses, alors que les autres sont normaux et n'ont qu'un seul pharynx. Mais on peut admettre que la substance est moins active, ou moins abondante, chez un grand nombre d'individus et l'on s'explique alors aisément qu'elle soit peu décelable par la méthode des extraits.

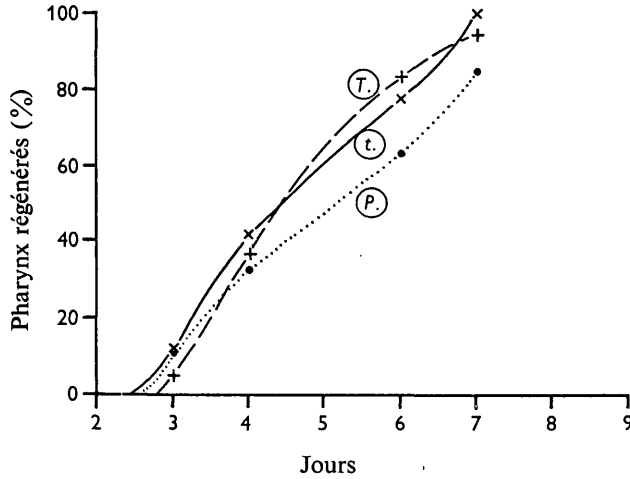


Fig. 1. Régénération du pharynx chez *Dugesia tigrina* (race scissipare) en présence d'extraits filtrés de têtes et de zones pharyngiennes totales. Nombre total d'animaux en début et en fin d'expérience: extrait P., 27 et 27; extrait T., 19 et 19; témoins, 24 et 24.

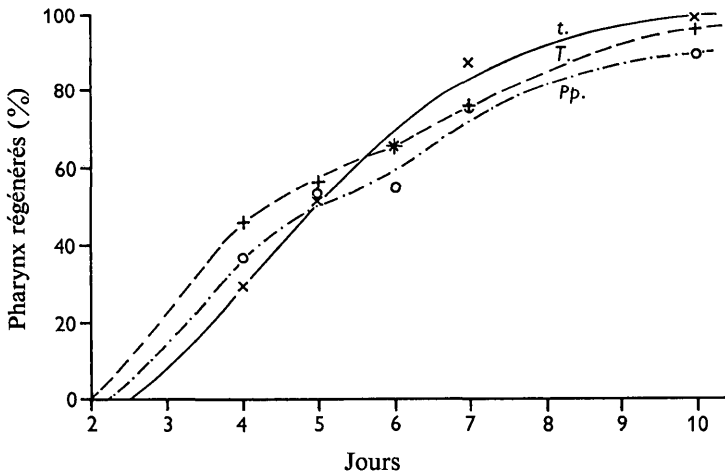


Fig. 2. Régénération du pharynx chez *Dugesia tigrina* (race scissipare) en présence d'extraits filtrés de têtes et de zones pharyngiennes sans pharynx. P. = extrait de zones pharyngiennes totales; Pp. = extrait de zones pharyngiennes sans pharynx; T. = extrait de têtes; t. = témoins en eau pure. Nombre total d'animaux en début et en fin d'expérience: extrait Pp., 49 et 49; extrait T., 48 et 48; témoins, 70 et 68.

De telles défaillances de l'inhibition ont été observées chez d'autres planaires asexuées. Jenkins (1963) découvre plusieurs individus bipolaires, possédant deux têtes, dans un élevage de *Dugesia dorotocephala* scissipares.

Le fait que ces hypermorphoses (têtes et pharynx supplémentaires), apparemment dues à une absence d'inhibition, s'observent uniquement chez des planaires scissipares, est très significatif. En effet, certains auteurs (Child, 1932; Brien, 1964, 1966) tendent à lier le phénomène de la multiplication asexuée à l'absence momentanée de l'inhibition céphalique, dont le rôle consiste normalement à maintenir l'unité de l'individu. Ainsi, selon Child, lorsqu'une planaire se divise par scissiparité, un deuxième individu se forme par 'isolement physiologique' avant même que la scission ait eu lieu mécaniquement. Cet isolement physiologique serait dû à une absence de l'inhibition exercée par la tête de la planaire. Child constate en effet que l'amputation de la tête chez certaines espèces scissipares provoque la scissiparité (1911, 1932). De tels phénomènes d'isolement physiologique s'observent également chez d'autres animaux (Hydroïdes, Bryozoaires, Ascidies) au cours de leur reproduction asexuée.

Nos expériences prouvent que chez les *Dugesia tigrina* que nous avons étudiées, la faiblesse ou l'absence de l'inhibition ne se manifeste pas seulement au niveau de la tête, ce qui d'après Child provoquerait la scissiparité, mais également au niveau des parties pharyngiennes. Ceci permet à un ou deux pharynx surnuméraires de se former à côté ou en arrière du pharynx normal.

On peut donc conclure que dans une souche de planaires où la polypharyngie est fréquente, la substance inhibitrice est moins abondante ou moins active que dans les autres espèces. Ainsi, la différenciation de pharynx surnuméraires devient possible.

La substance inhibitrice contenue dans les tissus de la zone pharyngienne a donc effectivement pour rôle d'empêcher la formation d'un ou de plusieurs pharynx supplémentaires dans une planaire, tout comme la substance inhibitrice contenue dans le cerveau empêche l'édification d'un second cerveau et par conséquent d'une seconde tête.

## II. INHIBITION EXERCÉE PAR LES EXTRAITS DE ZONE PHARYNGIENNE DONT LE PHARYNX EST EN COURS DE RÉGÉNÉRATION

Les recherches de Sengel (1951, 1953) ont montré que la régénération du pharynx est induite par la zone pharyngienne. A un certain moment, la zone pharyngienne privée de pharynx est donc *inductrice*, et non pas *inhibitrice*, de la différenciation du pharynx. Il est très vraisemblable qu'elle ne devient inhibitrice qu'après que le pharynx ait été induit et qu'il ait commencé sa régénération, empêchant ainsi la formation d'autres pharynx.

On peut se demander s'il serait possible, par la méthode des extraits, de mettre en évidence le moment où la zone pharyngienne privée de pharynx devient inductrice de cet organe, ou tout au moins cesse d'inhiber sa régénéra-

tion dans les planaires traitées. Afin de répondre à cette question, nous avons préparé des extraits de régions pharyngiennes dont le pharynx était excisé et qui ont été broyées à différents stades de la régénération de leur propre pharynx. L'effet de ces extraits a été comparé avec celui de régions pharyngiennes sans pharynx broyées immédiatement après l'excision du pharynx. Comme nous le savons, ce dernier extrait est inhibiteur.

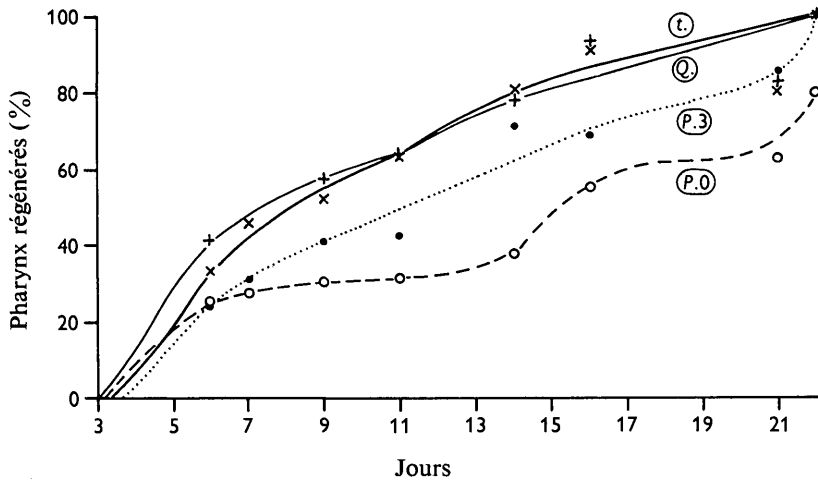


Fig. 3. Régénération du pharynx chez *Polycelis nigra* en présence d'extraits filtrés de queues, de zones pharyngiennes sans pharynx broyées immédiatement après l'excision du pharynx et de zones pharyngiennes broyées 72 h après l'excision. P.0 = extrait de zones pharyngiennes sans pharynx au jour 0; P.3. = extrait de zones pharyngiennes sans pharynx, 72 h après l'excision du pharynx; Q. = extrait de queues; t. = témoins en eau pure. Nombre total d'animaux en début et en fin d'expérience: extrait P.0, 44 et 33; extrait P.3, 41 et 24; extrait Q., 34 et 18; témoins, 36 et 35.

### 1. Expériences avec *Polycelis nigra*

(a) Comparaison entre les effets des extraits de queues (Q), de régions pharyngiennes sans pharynx broyées immédiatement après l'excision du pharynx (P.0) et de régions pharyngiennes broyées 72 h après l'excision (P.3).

La concentration d'extrait utilisée est de 0,36 %. La durée de l'expérience est de 22 jours. Les résultats sont donnés par les courbes de la Fig. 3.

On constate que la régénération du pharynx est la plus rapide chez les témoins et dans la solution d'extrait de queues: les courbes t et Q sont presque superposables. Conformément aux résultats obtenus précédemment, l'extrait de régions pharyngiennes sans pharynx au jour 0 (P.0) est fortement inhibiteur. L'effet de l'extrait de régions pharyngiennes dont le pharynx est en cours de régénération (P.3) est intermédiaire entre les effets de l'extrait de têtes et l'extrait P.0: moins inhibiteur que l'extrait P.0, l'extrait P.3 retarde cependant légèrement la régénération en comparaison avec l'extrait de queues.

(b) comparaison entre les effets des extraits de têtes (*T*), de régions pharyngiennes sans pharynx au jour 0 (*P.0*) et de régions pharyngiennes sans pharynx après 72 h de régénération (*P.3*).

La concentration d'extrait utilisée est de 0,11 %. La durée de l'expérience est de 19 jours. Les résultats sont donnés par les courbes de la Fig. 4.

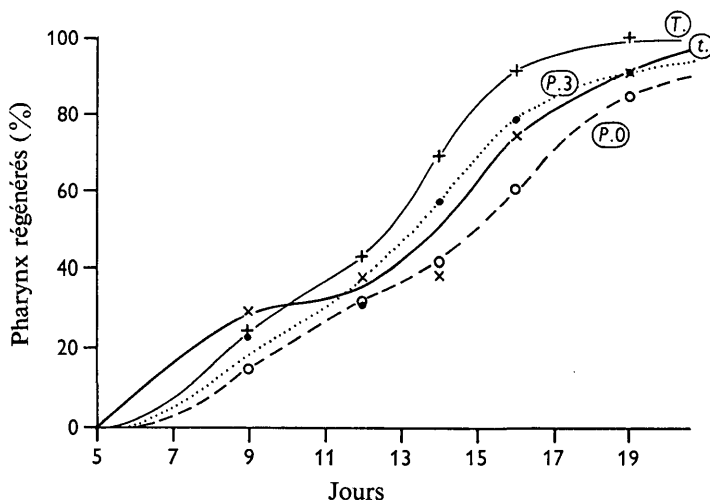


Fig. 4. Régénération du pharynx chez *Polycelis nigra* en présence d'extraits filtrés de têtes, de zones pharyngiennes sans pharynx au jour 0 et de zones pharyngiennes sans pharynx broyées 72 h après l'excision du pharynx. Conventions comme à la Fig. 3. *T*. = extrait de têtes. Nombre total d'animaux en début et en fin d'expérience: extrait *P.0*, 33 et 31; extrait *P.3*, 31 et 23; extrait *T*, 17 et 10; témoins, 17 et 12.

Ils sont comparables à ceux de la série précédente. La courbe représentant la régénération du pharynx en présence de l'extrait de zones pharyngiennes en cours de régénération (*P.3*) est intermédiaire entre la courbe de l'extrait *P.0* et la courbe de l'extrait de têtes. Deux remarques s'imposent cependant. (1) Les vitesses de régénération du pharynx dans les quatre groupes (*t*, *T*, *P.0* et *P.3*) sont assez voisines. Notons en particulier que l'effet retardateur de l'extrait *P.0* par rapport à l'effet de l'extrait de têtes, est très faible en comparaison avec l'inhibition exercée par l'extrait *P.0* dans la série précédente. Ceci s'explique probablement par le fait que la dose utilisée dans cette expérience est très faible: elle n'est que de 0,11 %, contre 0,36 % dans la première expérience. On comprend que les actions exercées par les extraits sur la régénération du pharynx soient atténuées dans l'ensemble. (2) Les témoins ont régénéré moins vite que les planaires placées dans la solution d'extrait de têtes. Probablement peut-on attribuer ce fait à une action stimulante, de nature sans doute trophique, de l'extrait de planaires, comme nous avons déjà pu l'observer dans certaines expériences. Ces deux séries expérimentales semblent indiquer que la région pharyngienne sans pharynx en cours de régénération depuis trois jours, est moins inhibitrice que la région pharyngienne sans pharynx au jour 0. Qu'obtient-

on avec un extrait de régions pharyngiennes en cours de régénération prises au deuxième jour après l'excision du pharynx ?

(c) comparaison entre les effets des extraits de têtes (*T*), de régions pharyngiennes sans pharynx au jour 0 (*P.0*) et de régions pharyngiennes sans pharynx dont le pharynx est en cours de régénération depuis 48 h (*P.2*).

La concentration d'extrait utilisée est de 0,54 %. La durée de l'expérience est de 12 jours. Les résultats sont donnés par les courbes de la Fig. 5.

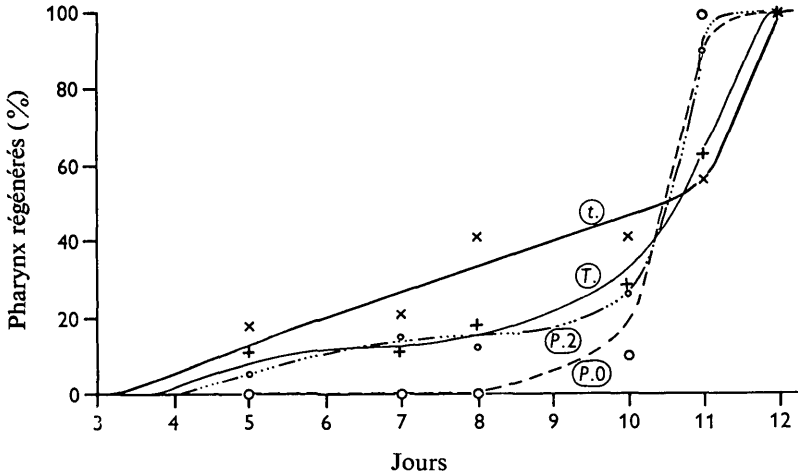


Fig. 5. Régénération du pharynx chez *Polycelis nigra* en présence d'extraits filtrés de têtes, de zones pharyngiennes sans pharynx au jour 0 et de zones pharyngiennes sans pharynx broyées 48 h après l'excision. Conventions comme aux Figs. 3 et 4. *P.2* = extrait de zones pharyngiennes sans pharynx, 48 h après l'excision. Nombre total d'animaux en début et en fin d'expérience: extrait *P.0*, 27 et 19; extrait *P.2*, 40 et 40; extrait *T*, 35 et 33; témoins, 28 et 27.

La vitesse de régénération du pharynx est la même en présence de l'extrait de têtes et de l'extrait de zones pharyngiennes en cours de régénération. Il semble donc qu'à ce stade — 2 jours après l'excision du pharynx — la région pharyngienne ne soit pas inhibitrice. Au contraire, comme précédemment, la région pharyngienne au jour 0 est fortement inhibitrice.

Après le 10<sup>ème</sup> jour, on constate une brusque accélération de la régénération du pharynx chez les planaires placées dans les solutions des extraits *P.0* et *P.2*. Le taux de régénération en présence de *P.0* et *P.2* devient supérieur à celui des témoins et des planaires soumises à l'action de l'extrait de têtes. Pourtant cette situation anormale ne se prolonge pas et la différence observée entre les courbes *P.0* et *P.2*, d'une part, et les courbes *t* et *T*, d'autre part, semble n'être pas significative: en effet, dès le 12<sup>ème</sup> jour, les valeurs de *t* et *T* ont rattrapé celles de *P.0* et *P.2*. D'autre part, cette anomalie apparaît en fin d'expérience, alors que très vraisemblablement, comme nous l'avons signalé, les extraits ont cessé d'avoir une activité spécifique.

2. *Expérience avec Dugesia lugubris*

Nous avons fait la comparaison entre les effets des extraits de têtes (*T.*), de régions pharyngiennes sans pharynx au jour 0 (*P.0*), de régions pharyngiennes sans pharynx en cours de régénération broyées 36 h (*P.1*) et 72 h (*P.3*) après l'excision du pharynx.

La concentration d'extrait utilisée est de 0,90 %. La durée de l'expérience est de 15 jours. Les résultats sont donnés par les courbes de la Fig. 6.

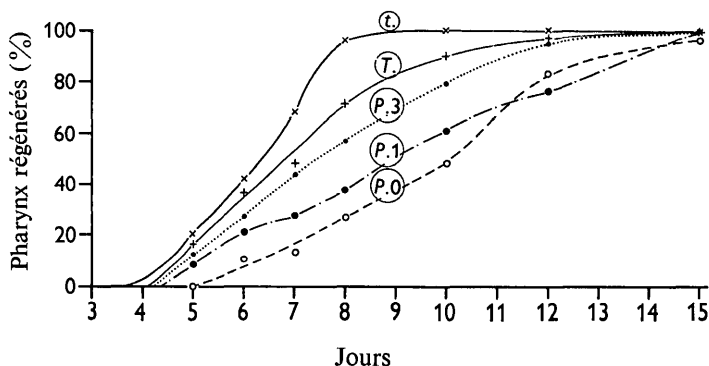


Fig. 6. Régénération du pharynx chez *Dugesia lugubris* en présence d'extraits filtrés de têtes et de zones pharyngiennes sans pharynx broyées immédiatement après l'excision du pharynx, et 36 et 72 h après l'excision du pharynx. Conventions comme aux Figs. 3 et 4. *P.1* = extrait de zones pharyngiennes broyées 36 h après l'excision du pharynx. Nombre total d'animaux en début et en fin d'expérience: extrait *P.0*, 37 et 35; extrait *P.1*, 37 et 35; extrait *P.3*, 40 et 39; extrait *T.*, 33 et 29; témoins, 26 et 26.

Ils concordent avec les faits obtenus chez *Polycelis nigra*. En effet, nous voyons que les courbes représentant la régénération du pharynx en présence des extraits de zones pharyngiennes dont le pharynx est en train de régénérer, *P.1* et *P.3*, sont intermédiaires entre la courbe correspondant à l'extrait *P.0* et la courbe correspondant à l'extrait de têtes. Remarquons toutefois que l'extrait *P.1* peut être considéré comme inhibiteur en comparaison avec l'extrait de têtes; au contraire, l'action retardatrice de l'extrait *P.3* est très faible.

## CONCLUSION

Les résultats obtenus à la suite de ces expériences permettent d'affirmer: (1) qu'un extrait de régions pharyngiennes sans pharynx broyées immédiatement après l'excision du pharynx est fortement inhibiteur de la régénération du pharynx (ce résultat ne fait que confirmer les faits observés au cours des expériences précédentes); (2) qu'un extrait de régions pharyngiennes privées de pharynx, mais dont le pharynx est en train de régénérer, retarde faiblement ou ne retarde pas la régénération du pharynx chez les planaires traitées.



Pourtant, contrairement à l'hypothèse que nous avons formulée au départ, jamais les extraits de régions pharyngiennes en cours de régénération ne se sont montrés inducteurs de la formation du pharynx. Dans ce cas, la régénération du pharynx aurait été plus rapide en présence de l'extrait de régions pharyngiennes en cours de régénération qu'en présence des extraits de têtes ou de queues ou que chez les témoins. Ceci n'a jamais été observé. L'effet inhibiteur exercé par la région pharyngienne sans pharynx s'atténue, jusqu'à devenir nul, au cours des deux à trois jours qui suivent l'excision du pharynx. Mais pourquoi n'obtient-on pas d'activation de la part de la région pharyngienne dont le pharynx est en train de régénérer? L'interprétation suivante peut être proposée: il est raisonnable d'imaginer que le stade inducteur par lequel passe la zone pharyngienne après l'excision du pharynx est un stade très fugace. On conçoit d'autre part que, dans un lot de 100 à 150 régions pharyngiennes privées de pharynx au même moment, toutes ne soient pas exactement au même stade de la régénération du pharynx après un nombre donné de jours ou d'heures. Si, dans un tel lot, un certain nombre de régions pharyngiennes sont au stade inducteur, d'autres, moins évoluées, n'auront pas encore atteint ce stade et seront donc inhibitrices, d'autres au contraire auront dépassé le stade inducteur et seront déjà redevenues inhibitrices. Aussi l'extrait obtenu à partir d'un assez grand nombre de régions pharyngiennes en cours de régénération aura-t-il un effet moyen, résultant de ce mélange de substances inductrices et inhibitrices.

Résumons les événements qui marquent les diverses étapes de la régénération du pharynx. Dans une planaire normale et entière, la zone pharyngienne contient, dans les tissus qui environnent le pharynx, une substance auto-inhibitrice capable d'empêcher la formation d'autres pharynx à proximité du pharynx normal. Lorsqu'on excise ce dernier, la zone pharyngienne subit une transformation qui l'amène à devenir moins inhibitrice, puis très probablement inductrice de la différenciation du pharynx. Bien entendu, cette transformation n'est pas immédiate, ce qui explique que l'extrait de zones pharyngiennes sans pharynx au jour 0 soit inhibiteur. La transformation se fait progressivement au cours des journées qui suivent l'excision du pharynx. Ensuite, à mesure que le pharynx induit se régénère dans la zone pharyngienne, une nouvelle transformation a lieu et les tissus entourant le jeune pharynx retrouvent peu à peu leurs propriétés inhibitrices, rétablissant ainsi la situation initiale.

L'ensemble des expériences effectuées afin de mettre en évidence un facteur auto-inhibiteur au niveau de la zone pharyngienne et du pharynx des planaires montre que les tissus de la zone pharyngienne exercent une inhibition qui tend à empêcher la formation d'un deuxième pharynx, si un pharynx est déjà présent.

Comme nous l'avons montré dans un travail précédent (Ziller-Sengel, 1967), les expériences effectuées avec les extraits prouvent que cet effet inhibiteur est dû à l'activité d'une substance spécifique diffusible, élaborée dans la zone pharyngienne normale. Le présent travail montre que cette substance tend à disparaître si le pharynx est excisé. D'autre part, elle est moins active ou moins

abondante chez une race de planaires présentant spontanément des pharynx surnuméraires.

Dans le tableau récapitulatif (fig. 7), nous avons résumé et schématisé les faits obtenus à la suite de toutes les expériences avec les extraits (v. Ziller-Sengel,














Nature de l'extrait	Durée moyenne de la régénération du pharynx				Effet de l'extrait
	6½-10 j.	8-12 j.	9-13 j.	12-14 j.	
T. 		—	—	—	Aucun
P. 	—	—		—	Inhibiteur
Pp. 	—	—	—		Très inhibiteur
P. 1, 2, 3 	—		—	—	Peu inhibiteur
Px. 		—	—	—	Aucun
Q. 		—	—	—	Aucun
Témoins		—	—	—	—

Fig. 7. Tableau récapitulatif montrant l'effet des différents extraits sur la régénération du pharynx. Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre total d'animaux mis en expérience dans chaque groupe. P. = extrait de zones pharyngiennes totales (284); Pp. = extrait de zones pharyngiennes sans pharynx, broyées immédiatement après l'excision du pharynx (193); P. 1, 2, 3. = extraits de zones pharyngiennes sans pharynx, dont le pharynx est en cours de régénération depuis 1, 2 et 3 jours (189); Px. = extrait de pharynx (79); Q. = extrait de queues (241); T. = extrait de têtes (268); témoins (390).

1967). Nous avons calculé les moyennes de durée de régénération du pharynx en présence des divers extraits: ces moyennes résultent de l'ensemble de toutes les expériences effectuées. Les valeurs de ces moyennes font apparaître des différences très significatives entre les actions des différents extraits.

Ces résultats s'intègrent dans le cadre de la théorie de Wolff (1962) que nous avons prise pour point de départ et ils la confirment: la régénération des planaires s'effectue non seulement grâce à l'action de facteurs *inducteurs* mais aussi grâce à des facteurs *inhibiteurs*. Le jeu combiné des inductions et des inhibitions détermine la différenciation harmonieuse du matériel de régénération indifférencié, les néoblastes. Inductions et inhibitions sont dues à l'action de substances diffusibles: chez les planaires, ce fait est désormais démontré pour le cerveau, qui élabore une substance inductrice des yeux (Lender, 1952, 1956a) et une substance inhibitrice du cerveau (Lender, 1955, 1956b, 1960) et pour la zone pharyngienne qui contient une substance inhibitrice du pharynx. Ces substances ont leur effet maximum au point où elles sont élaborées (cerveau et zone pharyngienne). L'effet de la substance décroît à partir de ce point, selon un gradient qui correspond au gradient de diffusion de la substance à travers les tissus de la planaire. Ainsi, ces faits concrétisent la notion des gradients physiologiques de Child.

Il est intéressant de remarquer qu'au sein des très nombreux travaux sur le rôle de l'inhibition spécifique dans la morphogenèse, la littérature récente offre d'assez nombreux exemples d'inhibitions spécifiques dues à l'activité de substances diffusibles, chez des espèces animales variées. Ainsi, Rose et ses collaborateurs, en particulier, ont beaucoup contribué à la recherche de substances auto-inhibitrices (Rose, 1952, 1955, 1957a, b). De telles substances ont été découvertes par l'école de Rose chez la Tubulaire (Rose, 1957b, 1963), chez les Némertes (Tucker, 1959), chez une Annélide Polychète (Smith, 1963, 1964), chez le têtard de *Rana pipiens* (Rose & Rose, 1961). On doit d'autre part à Tardent (1955, 1956, 1964) et à Tardent & Eymann (1958, 1959) des recherches sur la nature et le mode d'action du facteur inhibiteur chez *Tubularia*.

#### RESUME

1. La région pharyngienne des planaires contient une substance inhibitrice spécifique capable de retarder la régénération du pharynx. L'activité de cette substance est décelée dans un extrait aqueux de zones pharyngiennes.

2. Dans une souche de planaires asexuées scissipares (de l'espèce *Dugesia tigrina*) où la polypharyngie est fréquente, l'extrait de régions pharyngiennes n'exerce pas d'effet inhibiteur sur la régénération du pharynx. Dans cette race, l'auto-inhibition pharyngienne est donc plus faible que dans les autres races, ce qui explique l'apparition spontanée de pharynx supplémentaires.

3. Lorsque le pharynx est excisé, la région pharyngienne devient moins inhibitrice de la régénération du pharynx: des extraits de zones pharyngiennes

dont le pharynx est excisé depuis 1, 2 ou 3 jours, retardent peu ou ne retardent pas la régénération du pharynx. La substance inhibitrice spécifique de la zone pharyngienne n'est donc pas stable, elle est liée à la présence de l'organe intéressé, le pharynx.

## SUMMARY

*Investigation of the inhibition of the regeneration of the planarian pharynx*

1. The pharyngeal region of *Planaria* contains a specific inhibitor which delays the regeneration of the pharynx. Extracts of the pharyngeal region show inhibitory activity.

2. A strain of the *Planaria Dugesia tigrina* reproduces asexually by fission. In this strain, two or more pharynxes are often found in the same animal. Homogenates of pharyngeal regions of these asexual *Planaria* do not exert any inhibitory action on the regeneration of the pharynx. In these animals, the pharyngeal self-inhibition is therefore weaker than in *Planaria* of other strains. This explains the spontaneous appearance of supernumerary pharynxes.

3. Excision of the pharynx lowers the inhibitory action of the pharyngeal region. Extracts of pharyngeal regions deprived of their pharynx 1, 2 or 3 days before homogenization do not delay or delay only slightly the regeneration of the pharynx.

## TRAVAUX CITES

- BRIEN, P. (1964). Blastogenèse et gamétogenèse. Dans E. Wolff, *L'origine de la lignée germinale*. Paris: Herrmann.
- BRIEN, P. (1966). Biologie de la reproduction animale. Blastogenèse, gamétogenèse, sexualisation. Dans P. P. Grassé, *Les grands problèmes de la biologie*. Paris: Masson et Cie.
- CHILD, C. M. (1911). Studies on the dynamics of morphogenesis and inheritance in experimental reproduction. I. The axial gradients in *Planaria dorotocephala* as a limiting factor in regulation. *J. exp. Zool.* **10**, 265-320.
- CHILD, C. M. (1932). Experimental studies on a Japanese planarian. I. Fission and differential susceptibility. *Sci. Rep. Tôhoku Univ.* **7**, 313-45.
- GOLDSMITH, E. D. (1939). Spontaneous outgrowths in *Dugesia tigrina* (syn. *Planaria maculata*). *Anat. Rec.* **75** (suppl.), 158-9.
- GOLDSMITH, E. D. (1941). Further observations of supernumerary structures in individuals of an artificially produced clone of *Dugesia tigrina*. *Anat. Rec.* **81** (suppl.), 108-9.
- JENKINS, M. (1963). Bipolar planarians in a stock culture. *Science, N.Y.* **142**, 1187.
- LENDER, T. (1952). Le rôle inducteur du cerveau dans la régénération des yeux d'une Planaire d'eau douce. *Bull. Biol. Fr. Belg.* **86**, 140-215.
- LENDER, T. (1955). Sur l'inhibition de la régénération du cerveau de la Planaire *Polycelis nigra*. *C.r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* **241**, 1863-5.
- LENDER, T. (1956a). Recherches expérimentales sur la nature et les propriétés de l'inducteur de la régénération des yeux de la Planaire *Polycelis nigra*. *J. Embryol. exp. Morph.* **4**, 197-216.
- LENDER, T. (1956b). L'inhibition de la régénération du cerveau des Planaires *Polycelis nigra* et *Dugesia lugubris* en présence de broyats de têtes ou de queues. *Bull. Soc. Zool. Fr.* **81**, 192-9.
- LENDER, T. (1960). L'inhibition spécifique de la différenciation du cerveau des Planaires d'eau douce en régénération. *J. Embryol. exp. Morph.* **8**, 291-301.

- ROSE, S. M. (1952). A hierarchy of self-limiting reactions as the basis of cellular differentiation and growth control. *Am. Nat.* **86**, 337-54.
- ROSE, S. M. (1955). Specific inhibition during differentiation. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* **60**, 1136-53.
- ROSE, S. M. (1957a). Cellular interaction during differentiation. *Biol. Rev.* **32**, 351-82.
- ROSE, S. M. (1957b). Polarized inhibitory effects during regeneration in *Tubularia*. *J. Morph.* **100**, 187-206.
- ROSE, S. M. (1963). Polarized control of regional structure in *Tubularia*. *Devl Biol.* **7**, 488-501.
- ROSE, S. M. & ROSE, F. C. (1961). Growth-controlling exudates of tadpoles. *Symp. Soc. exp. Biol.* **15**, 207-18.
- SENGEL, P. (1951). Sur les conditions de la régénération normale du pharynx chez la Planaire d'eau douce *Dugesia lugubris* O. Schm. *Bull. Biol. Fr. Belg.* **85**, 376-91.
- SENGEL, P. (1953). Sur l'induction d'une zone pharyngienne chez la Planaire d'eau douce *Dugesia lugubris* O. Schm. *Archs Anat. microsc. Morph. exp.* **42**, 57-66.
- SMITH, S. D. (1963). Specific inhibition of regeneration in *Clymenella torquata*. *Biol. Bull.* **125**, 542-55.
- SMITH, S. D. (1964). Time-action relationships of the specific inhibition of caudal regeneration in *Clymenella torquata*. *Proc. Soc. exp. Biol. Med.* **116**, 83-85.
- STEPHAN, F. (1963). Régénération des individus polypharyngés de *Dugesia tigrina* (Planire d'eau douce). *C.r. Soc. Biol. Fr.* **157**, 1063-5.
- STEPHAN, F. (1965). Régénération des formes doubles de *Dugesia tigrina* (Triclade d'eau douce). *Proc. Regeneration in Animals*, pp. 202-6. Amsterdam: North Holland Publ. Co.
- TARDENT, P. (1955). Zum Nachweis eines regenerationshemmenden Stoffes im Hydranth von *Tubularia*. *Rev. suisse Zool.* **62**, 289-94.
- TARDENT, P. (1956). Pfropf-Experimente zur Untersuchung des regenerationshemmenden Stoffes von *Tubularia*. *Rev. suisse Zool.* **63**, 229-36.
- TARDENT, P. (1964). Der Sauerstoffverbrauch normaler und regenerierender Hydrocauli von *Tubularia*. *Rev. suisse Zool.* **71**, 167-82.
- TARDENT, P. & EYMANN, H. (1958). About some chemical and physical properties of the regeneration inhibitor of *Tubularia*. *Acta Embryol. Morph. exp.* **1**, 280-7.
- TARDENT, P. & EYMANN, H. (1959). Experimentelle Untersuchungen über den regenerationshemmenden Faktor von *Tubularia*. *Arch. EntwMech. Org.* **151**, 1-37.
- TUCKER, M. (1959). Inhibitory control of regeneration in nemertean worms. *J. Morph.* **105**, 569-600.
- WOLFF, E. (1962). Recent researches on the regeneration of Planaria. In *Regeneration*, pp. 53-84. 20th Growth Symposium. The Ronald Press Co.
- WOLFF, E., LENDER, T. & ZILLER-SENGEL, C. (1964). Le rôle de facteurs auto-inhibiteurs dans la régénération des Planaires. *Rev. suisse Zool.* **71**, 75-98.
- ZILLER-SENGEL, C. (1965). Inhibition de la régénération du pharynx chez les Planaires. *Proc. Regeneration in Animals*, pp. 193-201. Amsterdam: North Holland Publ. Co.
- ZILLER-SENGEL, C. (1967). Recherches sur l'inhibition de la régénération du pharynx chez les Planaires. I. Mise en évidence d'un facteur auto-inhibiteur de la régénération du pharynx. *J. Embryol. exp. Morph.* **18**, 91-105.

(Manuscrit reçu le 21 février 1967)