HAL
open science

L'ADAPTATION AUX TEMPÉRATURES ÉLEVÉES CHEZ UN NÉMATODE CAENORHABDITIS ELEGANS MAUPAS 1900. II. – STABILITÉ ET PHYSIOLOGIE DE L'ADAPTATION

J.-L. Brun

To cite this version:

J.-L. Brun. L'ADAPTATION AUX TEMPÉRATURES ÉLEVÉES CHEZ UN NÉMATODE CAENORHABDITIS ELEGANS MAUPAS 1900. II. – STABILITÉ ET PHYSIOLOGIE DE L'ADAPTATION. Annales de biologie animale, biochimie, biophysique, 1966, 6 (3), pp.267-300. hal-00896332

HAL Id: hal-00896332

https://hal.science/hal-00896332

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys., 1966, **6** (3), 267-300.

L'ADAPTATION AUX TEMPÉRATURES ÉLEVÉES CHEZ UN NÉMATODE *CAENORHABDITIS ELEGANS* MAUPAS 1900

II. — Stabilité et physiologie de l'adaptation

J.-L. BRUN

Section de Biologie générale et appliquée,
Faculté des Sciences de Lyon, 69 - Villeurbanne

SOMMAIRE

Lorsque *C. elegans* provient directement d'une souche maintenue depuis des années à 18°C, au laboratoire, il ne peut se reproduire indéfiniment aux températures supérieures à 22°. En augmentant progressivement et très lentement la température d'élevage, on peut cependant obtenir des lignées perpétuellement fécondes jusqu'à 24,5°.

La stabilité des mécanismes adaptatifs ainsi instaurés croît avec la durée de culture à la température élevée. Finalement, par exemple, une lignée élevée pendant 453 générations à 23,5° conservera, malgré 180 générations de retour à la température initiale de 18°, une fécondité significativement différente de celle de la souche maintenue continuellement à cette température de base.

L'étude cytologique de la gamétogenèse révèle que la stérilité des animaux portés à une température trop élevée résulte d'un déroulement anormal de l'ovogenèse analogue à celui que produisent des chocs thermiques. Il en résulte que les animaux acclimatés ont vu se produire une modification de leur physiologie ovarienne qui permet à la gamétogenèse de se dérouler normalement.

INTRODUCTION

Dans la première partie de l'exposé de ce travail (Brun, 1966 *b*), j'ai montré qu'à partir d'une souche *Bergerac* « psychrophile » de *C. elegans*, il était expérimentalement possible d'obtenir des lignées génétiquement adaptées à des températures élevées comprises entre 22 et 24,5° C. Cette accoutumance se manifeste, en particulier, par une fécondité plus forte. Elle se présente comme la résultante d'un effet cumulatif dans l'action du facteur température.

Dans cette deuxième partie, je définirai de façon plus précise la nature de cette adaptation :

a) En considérant la stabilité de l'accoutumance obtenue. Pour ce faire, j'ai ramené à leurs conditions initiales d'élevage les organismes adaptés et j'ai examiné jusqu'à quel point le niveau d'adaptation atteint — et défini par la fécondité des Nématodes — persiste au cours des générations successives. Ces observations sont complétées par celles fournies lorsque les animaux, après avoir été maintenus pendant un temps plus ou moins long à basse température, retrouvent leur température élevée d'adaptation.

b) En examinant le rôle attribuable aux divers mécanismes physiologiques susceptibles de présider à la naissance et au développement des formes adaptées. A ce propos, je me suis tout particulièrement attaché à analyser les rapports entre les modifications cytologiques de la gamétogenèse et l'accoutumance des Nématodes aux températures élevées.

Les informations ainsi recueillies viendront s'ajouter à celles dont il sera fait état dans la 3e partie de l'exposé de ce travail (rôle du milieu nutritif et de la sélection), lorsque le moment sera venu de conclure sur le déterminisme de l'adaptation thermique de *C. elegans*.

RÉSULTATS

Chapitre I. — La stabilité de l'adaptation

L'adaptation des Nématodes à une température élevée apparaît comme une propriété dont l'acquisition est liée précisément à l'action exercée par la température elle-même. A partir de là, il devenait nécessaire d'estimer le degré de stabilité des adaptations obtenues, une fois que le facteur inducteur a disparu.

L'exploration de ce problème s'effectue tout naturellement en ramenant d'abord à une température relativement basse des individus adaptés à température élevée (il s'agit alors de ce que j'appellerai, pour simplifier l'expression, les « *expériences de descente* »). Ensuite, après un nombre de générations plus ou moins important, les animaux sont reportés à température élevée (« *expériences de retour* ») et leurs propriétés sont comparées à celles de la souche qui a été maintenue à cette température. Les résultats de cette comparaison fournissent directement les éléments qui permettent de juger le degré de stabilité de l'adaptation.

L'inconvénient de cette méthode est, encore une fois, d'exiger la considération d'un nombre important de générations : des perturbations provenant soit d'un changement génétique brutal, soit d'une transformation du milieu, peuvent en effet se produire dans l'intervalle. Ce qui oblige à entretenir des lignées de contrôle :

a) lignées de contrôle génétique : aux températures de prélèvement, des lignées-sœurs sont maintenues pendant toute la durée de l'expérience.

b) lignées de contrôle du milieu : à chaque température d'expérience, la fécondité des générations successives « descendues » ou « retournées » est comparée à

celle de la souche demeurée constamment à cette température. Les conditions de culture de cette souche doivent être les plus proches possible de celles des lignées en expérience [1].

A — *Effets d'une diminution de température sur la fécondité des lignées adaptées*

Les graphiques de la figure 2_1 résument les résultats obtenus dans l'ensemble des expériences effectuées. Le graphique 1 relate les descentes à 18°, à partir de 23,5° et de 23°. Le graphique 2 correspond à une expérience de descente de 23,5° à 22°, le graphique 3 à une descente de 23,5° à 23°.

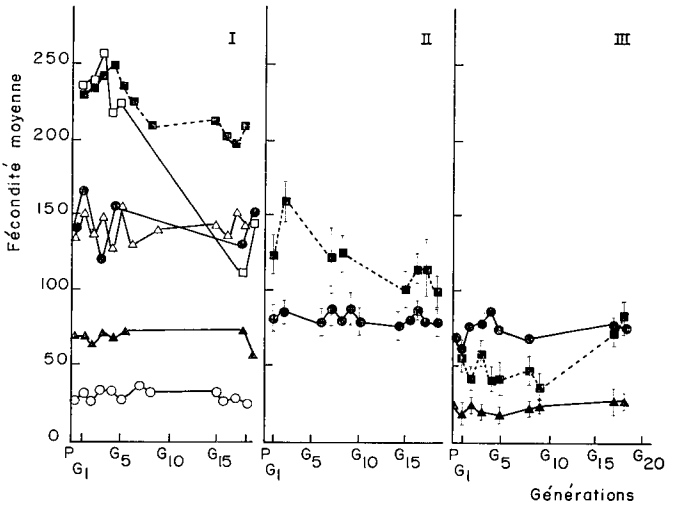


FIG. 2_1 — *Effets d'une diminution de température sur la fécondité des Nématodes adaptés* (milieu nutritif *2,3 S*).

GRAPHIQUE 1. — *Descentes à 18°*
(Modalité expérimentale I).

a) Expériences 23,5° → 18° :
■------■ 23,5° → 18° (moyennes de 7 expériences : de la 112e à la 453e génération à 23,5°. 1 448 géniteurs au total).
△———△ 18° (contrôle du milieu).
○———○ 23,5° (contrôle génétique).

b) Expériences 23° → 18° :
□———□ 23° → 18° (moyennes de 3 expériences : de la 298e à la 549e génération a 23°. 468 géniteurs au total).
●———● 18° (contrôle du milieu).
▲———▲ 23° (contrôle génétique).

GRAPHIQUE 2. — *Descente à 22°*
(Modalité expérimentale I).

■------■ 23,5° → 22° (96e génération à 23,5°, 141 géniteurs au total).
●———● 22° (contrôle du milieu).

GRAPHIQUE 3. — *Descente à 23°*
(Modalité expérimentale I).

■------■ 23,5° → 23° (211e génération à 23,5°. 221 géniteurs au total).
●———● 23° (contrôle du milieu).
▲———▲ 23,5° (contrôle génétique).
(Intervalles de confiance pour un risque de 5 p. 100).

[1] Les techniques de culture sont celles décrites dans la première partie de l'exposé de ce travail (BRUN, 1966 *b*).

On peut en tirer les conclusions suivantes :

a) la fécondité des Nématodes descendus reste toujours significativement plus forte qu'aux températures de prélèvement, c'est-à-dire aux températures d'adaptation — et ceci dès la première génération.

b) Avec le temps, la fécondité des Nématodes tend vers celle qui caractérise les animaux maintenus constamment à la température à laquelle la descente a été effectuée.

Dans cette évolution, il est certain que la température de descente joue un rôle important. Cependant l'influence la plus intéressante à considérer correspond à celle exercée par le degré d'adaptation aux températures élevées des Nématodes.

Comme nous l'avons vu dans la première partie, ce degré d'adaptation se définit de deux façons :

— par la fécondité des Nématodes à une température élevée ;

— par la température la plus élevée à laquelle ils sont susceptibles de se reproduire.

Il est intéressant de constater que les variations de ces deux caractéristiques se répercutent de la même façon dans le comportement des animaux descendus à une température inférieure.

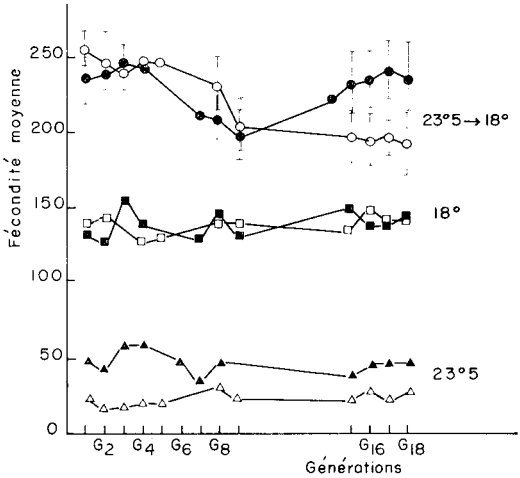


FIG. 2_2. — *Comparaison des fécondités moyennes des générations successives lors de deux expériences de descente 23,5° → 18°.*

(Modalité expérimentale I. Milieu nutritif *2,3 S*).
Lignée *277*

○———○ Descente 23,5° → 18°.
△———△ Lignée de contrôle maintenue à 23,5° (fécondité des générations correspondantes).
□———□ Souche de contrôle élevée continuellement à 18°.

Lignée *453*

●———● Descente 23,5° → 18°.
▲———▲ Lignée de contrôle maintenue à 23,5° (fécondité des générations correspondantes).
■———■ Souche de contrôle élevée continuellement à 18°.

(Intervalles de confiance pour un risque de 5 p. 100.)

1. *Influence de la fécondité à température élevée.*

La comparaison portera entre la première et la dernière expérience de descente à 18° effectuées à partir de 23,5°. Lors de la première expérience (lignée *277*), les Nématodes, prélevés au niveau de la 277e génération à 23,5°, se trouvaient en fin de phase II d'adaptation (BRUN, 1966 *b*, fig. 1_5) ; leur fécondité moyenne était voisine de 20. Lors de la dernière expérience (453e génération à 23,5°), les vers étaient en pleine phase III : leur fécondité moyenne était de l'ordre de 45.

Le comportement de ces deux lignées est représenté figure 2_2.

Il ressort qu'après une période initiale assez uniforme qui s'étend jusqu'à la 9e génération de descente, la fécondité des deux lignées évolue différemment. La lignée *277* voit nettement décroître sa fécondité. Celle-ci, sans égaler encore, après 18 générations, celle de la souche maintenue constamment à 18°, s'en rapproche fortement : à ce moment, les Nématodes adaptés sont significativement moins féconds qu'au début de leur séjour à 18°. Ceci ne se produit pas dans la lignée *453*. Bien plus, en poursuivant le maintien de cette lignée à 18° bien au-delà du cadre mentionné dans la figure 2_2, on constate qu'après plus de 180 générations de descente, sa fécondité est encore significativement différente de celle de la souche élevée continuellement à 18° (tabl. 2_1). Toutefois, à ce niveau, cette fécondité est aussi significativement différente de celle des premières générations de descente.

En définitive, la fécondité de la lignée *277* — la moins bien adaptée à la température élevée — diminue assez rapidement. Celle de la lignée *453* — la mieux adaptée à 23,5° — s'avère beaucoup plus stable.

TABLEAU 2_1

Effet d'un maintien prolongé à 18° sur la fécondité des Nématodes adaptés depuis 453 générations à 23,5°.

(Milieu *2,3S*. Modalité expérimentale I)

Fécondité moyenne des générations issues du transfert 23,5° → 18° et maintenues à 18°	Fécondité moyenne de la souche de contrôle élevée continuellement à 18°
1re génération : 233,5 ± 16,8	130,4 ± 20,6
2e génération : 237,7 ± 20,1	124,2 ± 16,7
17e génération : 239,2 ± 29,2	135,2 ± 23,2
18e génération : 234,4 ± 22,8	152,9 ± 24,5
183e génération : 187,2 ± 18,7	138,2 ± 19,0
184e génération : 179,6 ± 17,9	140,1 ± 12,2

2) *Influence de la température de prélèvement.*

On peut, pour cela, comparer, toujours à 18°, le comportement d'animaux adaptés prélevés au niveau d'une même phase d'adaptation mais à deux températures élevées différentes. En l'occurrence, les deux expériences les plus complètes correspondent à l'utilisation d'animaux en fin de phase II : 277e génération à 23,5° ;

298e génération à 23° (la lignée *298* à 23° a été soumise à l'influence de la chaleur, *au total*, seulement pendant 393 générations alors que la lignée *277* à 23,5° la supporte depuis 624 générations ; cf. BRUN, 1966 *b*, fig. 1_4).

Les résultats se traduisent graphiquement figure 2_3.

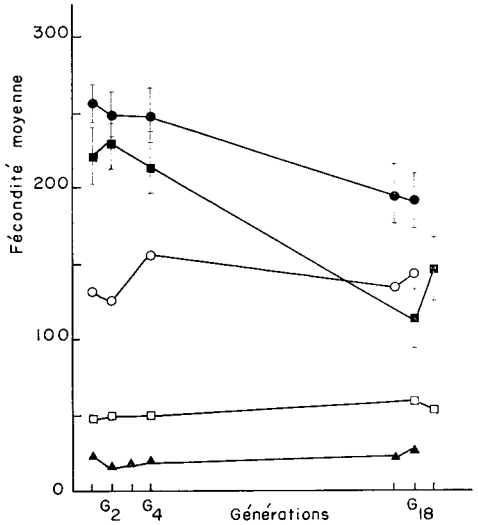


FIG. 2_3. — *Comparaison des fécondités moyennes des générations successives lors de deux expériences de descente à 18°, l'une à partir de 23,5°, l'autre à partir de 23°.* (Modalité expérimentale I. Milieu nutritif *2,3 S*).

Lignée *277* à 23,5°.

●——● Descente 23,5° → 18°.
▲——▲ Lignée de contrôle maintenue à 23,5° (fécondité des générations correspondantes).
○——○ Souche de contrôle élevée continuellement à 18°.

Lignée *298* à 23°.

■——■ Descente 23° → 18°
□——□ Lignée de contrôle maintenue à 23° (fécondité des générations correspondantes).
(Intervalles de confiance pour un risque de 5 p. 100).

On constate que le comportement des deux lignées étudiées devient de plus en plus différent à mesure que se prolonge le séjour à 18°. La lignée 23 → 18° subit en effet une diminution de fécondité telle qu'au niveau des 18-19e générations de descente, les animaux retrouvent une fertilité comparable à celle de la souche maintenue continuellement à 18°.

Descendus à des températures inférieures à celles auxquelles ils se sont adaptés depuis un grand nombre de générations, les Nématodes voient donc leur fécondité tendre vers des caractéristiques propres aux températures de descente utilisées. Cependant la vitesse à laquelle s'effectue cette évolution dépend de la température de descente et du degré d'adaptation atteint par les animaux. Plus ceux-ci sont accoutumés à la chaleur, plus l'évolution est lente.

B — *La fécondité après retour aux températures élevées*

Pour caractériser au mieux l'évolution de la fécondité moyenne lors des expériences de retour, une double comparaison est nécessaire. D'une part, avec les animaux de la même souche adaptée mais demeurée continuellement à la température

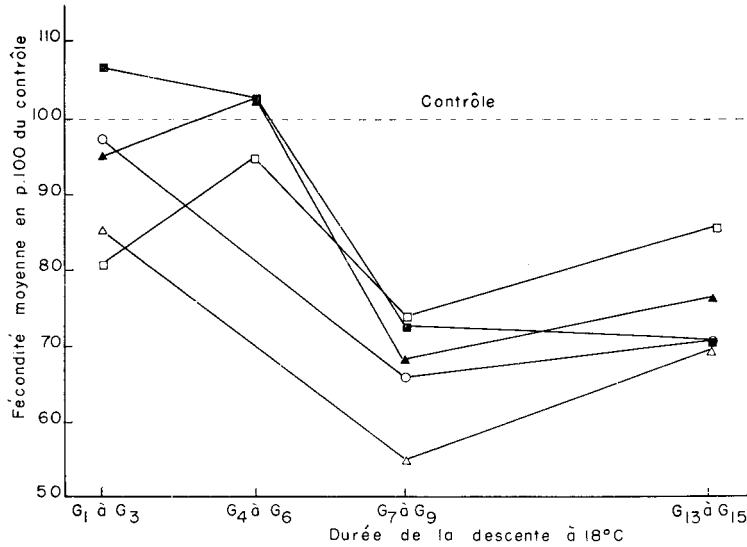


FIG. 2₄ *a* : 23,5° → 18° → 23,5°.
Les nombres de générations de séjour à 18° ont été groupés en classe de trois générations successives. Chaque point correspond à la moyenne des résultats de 5 expériences effectuées à partir de Nématodes prélevés entre la 278e et la 453e génération à 23,5° (nombre total de géniteurs : 3 937).

■ : 1re génération de retour □ : 2e génération de retour ▲ : 3e génération de retour
△ : 4e génération de retour ○ : 5e génération de retour

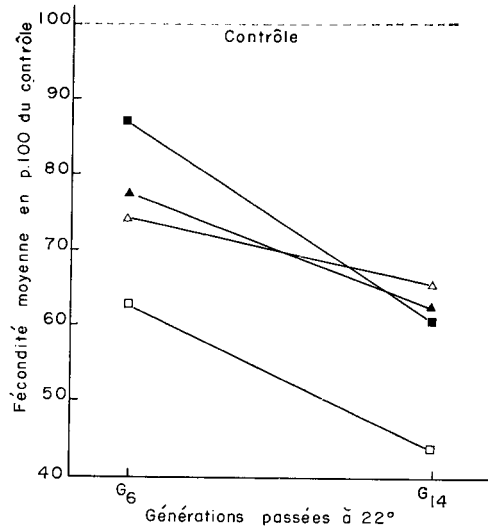


FIG. 2-4 *b* : 23°5 → 22° → 23°5.
Une expérience effectuée à partir de la 96e génération à 23,5° ; 141 géniteurs au total.

■ : 1re génération de retour □ : 2e génération de retour
▲ : 3e génération de retour △ : 4e génération de retour

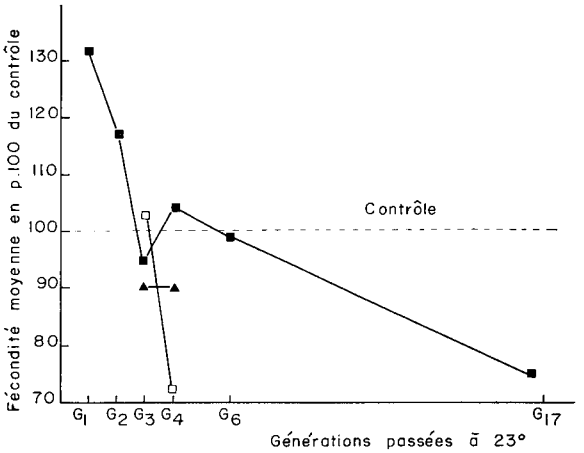


FIG. 2-4 *c* : 23°5 — 23° — 23°5.
Une expérience réalisée à partir de la 211e génération à 23,5°; 348 géniteurs au total.

■ : 1re génération de retour □ : 2e génération de retour ▲ : 3e génération de retour

FIG. 2_4 *a, b et* c. — *Évolution de la fécondité moyenne des premières générations suivant le retour des Nématodes à 23,5° en fonction de la durée du séjour à la température de descente*
(La fécondité est exprimée en pourcentage de celle des lignées de contrôle maintenues continuellement à 23,5°. Modalité expérimentale I. Milieu nutritif *2,3 S*).

TABLEAU 2_2

Comparaison des fécondités moyennes à 23,5° de Nématodes issus
— d'une part des transferts 23,5° → 18° → 23,5° de la 218e génération adaptée à 23,5° (le séjour des animaux à 18° a duré soit 7 à 9 générations, soit 13 à 15 générations);
— d'autre part, des transferts directs 18° → 23,5°.
(Les différences significatives correspondent à des probabilités ≤ 0,05).

Générations	I Fécondité moyenne à 23,5° des Nématodes 23,5° → 18° → 23,5° ayant séjourné 7 à 9 générations à 18°	A Fécondité moyenne des générations correspondantes 18° → 23,5°	Comparaison I et A par le test de *t* Probabilité	III Fécondité moyenne à 23,5° des Nématodes 23,5° → 18° → 23,5° ayant séjourné 13 à 15 générations à 18°	B Fécondité moyenne des générations correspondantes 18° → 23,5°	Comparaison III et B par le test de *t* Probabilité
1re à 23,5°	22,0	7,9	P ≠ 0,01	17,9	7,9	P ≠ 0,02
2e à 23,5°	22,8	7,7	P ≠ 0,01	18,2	7,1	P ≠ 0,004
3e à 23,5°	20,8	5,4	P < 0,01	17,1	6,9	P = 0,03
4e à 23,5°	22,7	4,2	P ≠ 0,01	14,0	4,4	P ≠ 0,01
5e à 23,5°	23,6	0,9	P ≠ 0,01	12,9	4,1	P ≠ 0,02
6e à 23,5°	25,2	0		non calculée mais féconds	0	

élevée. D'autre part, avec les Nématodes non acclimatés et transférés directement à cette même température élevée.

Les figures 2_4 *a*, *b* et *c* rapportent les résultats relatifs à la première modalité définie ci-dessus, pour l'ensemble des expériences de retour à 23,5°.

En ce qui concerne le deuxième type de comparaison, un exemple en est fourni par le tableau 2_2. On y compare la fécondité moyenne des générations correspondantes 18 → 23,5° d'une part, 23,5° → 18 → 23,5° d'autre part (celles-ci appartenant à la lignée la plus faiblement adaptée à 23,5° avec laquelle on ait expérimenté dans ces conditions : 218e génération de culture à cette température).

De l'ensemble des données, deux constatations s'imposent :

a) *Une descente prolongée à basse température suivie de retour à la température élevée d'adaptation conduit toujours à une diminution de fécondité par rapport aux animaux maintenus continuellement à cette température élevée.*

Nous avons vu, dans la première partie de ce travail, que le niveau d'accoutumance aux températures élevées se définit au mieux par l'importance de la fécondité. La baisse de fécondité définie ci-dessus correspond donc à une diminution du degré d'adaptation des Nématodes. Il en découle que la baisse progressive de fécondité observée également, lors des descentes prolongées à la température habituelle d'élevage, révèle déjà cette perte d'accoutumance. Les retours la définissent sans ambiguïté.

b) *La diminution de fécondité ainsi signalée n'a cependant jamais abouti* — du moins pour les conditions expérimentales employées — *au rétablissement de la stérilité qui marque toujours les transferts directs aux températures élevées, des Nématodes non adaptés* (tabl. 2_2). Dans toutes mes expériences, les animaux ont donc réussi à conserver une partie au moins de leur accoutumance thermique. Ce maintien des mécanismes adaptatifs dépend d'un certain nombre de facteurs :

1) *Influence de la température de descente.*

Le tableau 2_3 révèle comment diffère la fécondité moyenne de la première génération de retour à 23,5°, selon que les animaux proviennent d'un séjour de même durée à 18 ou à 23° (pour que les résultats puissent être comparés, les transferts 23,5° → 18° → 23,5° et 23,5° → 23° → 23,5° ont été effectués avec des Nématodes prélevés au même niveau d'adaptation à 23,5° : phase II d'adaptation).

On constate ainsi qu'après une descente de 17 générations à 18°, la diminution de fécondité par rapport à la souche maintenue continuellement à 23,5°, est nettement significative alors qu'elle est loin de l'être encore au bout de 18 générations de descente à 23°.

Ainsi la descente des Nématodes à une température proche de celle à laquelle ils se sont accoutumés, les désadapte moins — en tous les cas moins rapidement — qu'une descente à la température habituelle d'élevage : 18°.

2) *Influence du niveau d'accoutumance thermique des Nématodes.*

Au chapitre précédent, j'ai montré, à propos de la descente à 18°, que la diminution de fécondité est d'autant plus importante que les animaux sont moins adaptés

TABLEAU 2_3

Différences de fécondité à 23,5° entre la souche maintenue continuellement à cette température et des lignées descendues à 18° et 23° et ramenées ensuite à 23,5°.

— La fécondité de la souche maintenue à 23°5 est la fécondité de référence.
— La lignée 23,5° → 18° → 23,5° provient de la 277e génération à 23,5°.
— La lignée 23,5° → 23° → 23,5° provient de la 211e génération à 23,5°.
— Modalité expérimentale I. Milieu nutritif *2,3S*.

Les comparaisons portent chaque fois sur 30 à 60 mesures de fécondité.
(Les différences significatives correspondent à des probabilités ≤ 0,05).

Nombre de générations de séjour à la température inférieure	Différence de fécondité entre la lignée 23,5° → 18° → 23,5° et la souche 23,5°	Probabilité (par application du test de *t*)	Différence de fécondité entre la lignée 23,5° → 23° → 23,5° et la souche 23,5°	Probabilité (par application du test de *t*)
1re génération	+ 0,7	P ≠ 0,86	+ 10,4	P ≠ 0,08
2e génération	+ 1,6	P ≠ 0,73	+ 5,8	P ≠ 0,43
3e génération	— 3,3	P ≠ 0,87	— 0,7	P ≠ 0,87
4e génération	+ 5,8	P ≠ 0,12	+ 0,8	P ≠ 0,88
8e génération	— 5,2	P ≠ 0,07	— 0,3	P ≠ 0,96
17e génération	— 18,3	P ≠ 0,01		
18e génération			— 7,7	P ≠ 0,21

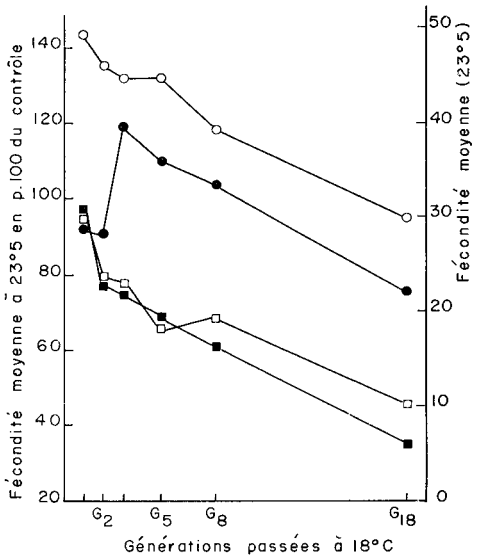


FIG. 2_5. — *Évolution de la fécondité moyenne de l'ensemble des trois premières générations de retour à 23,5° en fonction de la durée du séjour des Nématodes a la température de descente : 18°.*

Fécondité moyenne exprimée en pourcentage de la souche de contrôle maintenue continuellement à 23°5 — ●——● Lignée *453* (lignée très adaptée) ○——○ — ■——■ Lignée *277* (lignée moins adaptée) □——□ — Fécondité moyenne exprimée en valeur absolue

(Modalité expérimentale I : milieu nutritif *2,3 S*).

à 23,5°, c'est-à-dire sont maintenus depuis moins longtemps à cette température. Pour ce faire, j'avais comparé le comportement à 18° des générations successives issues de la 277e génération à 23,5° d'une part, de la 453e génération à 23,5° d'autre part. La lignée obtenue dans ce dernier cas se caractérisait par une forte stabilité, même après 18 générations de descente. Qu'advient-il lors du retour de ces deux lignées à la température d'adaptation de 23,5° ? Comme l'indique le graphique de la figure 2_5 :

a) Leur comportement est nettement différent. Les courbes correspondantes sont en effet nettement distinctes, quelle que soit la modalité d'analyse, à l'exception toutefois des points fournis après les deux premières générations de descente à 18° : à ce niveau l'expression de la fécondité de la lignée *453* en pourcentage de celle de la souche de contrôle maintenue à 23,5° est affectée par une augmentation anormale et fugace de la fécondité de cette dernière. Si on en fait abstraction et que l'on compare, par le test de *t*, la fécondité moyenne des générations correspondantes de retour à 23,5° des lignées *277* et *453* (tabl. 2_4), dans tous les cas, la différence de fécondité est significative.

TABLEAU 2_4

Comparaison, par le test de t, de la fécondité moyenne de l'ensemble des trois premières générations de retour à 23,5° des lignées 277 *et* 453 *en fonction de la durée de leur séjour à 18°.*
(Les différences significatives correspondent à des probabilités ≤ 0,05).

	Générations passées à 18°					
	1	2	3	5	8	18
Lignée *277* (fécondité moyenne) .	30,7	23,2	22,0	18,0	19,5	10,0
Lignée *453* (fécondité moyenne) .	49,6	46,1	45,0	45,0	39,5	30,1
Probabilité	$P < 0,01$	$P \neq 0,01$	$P < 0,01$	$P < 0,01$	$P < 0,01$	$P < 0,01$

b) En fonction du temps de séjour à 18°, la fécondité de la lignée *277* diminue beaucoup plus vite que celle de la lignée *453*, la mieux adaptée initialement à la température de 23,5°. En effet, alors que cette diminution de fécondité est sensible dès la 2e génération de séjour à 18° dans le cas de la souche 277 et qu'elle ne fait que s'accroître avec le temps, cette diminution n'est bien évidente qu'à partir de la 8e génération pour la lignée *453*.

En définitive, nous en arrivons à une conclusion identique à celle exprimée au chapitre précédent, à savoir que la lignée *453* est plus stable que la lignée *277*. Il est en outre très intéressant de remarquer que les lignées moins adaptées que la lignée 453 mais plus adaptées que la lignée 277 semblent montrer une stabilité intermédiaire.

3) *Influence de la durée du retour.*

On arrive à la même conclusion que précédemment — à savoir que la lignée *453* est plus stable que la lignée *277* — si l'on considère le nombre de générations de retour à 23,5° nécessaires pour que les Nématodes retrouvent la fécondité des témoins.

On constate, tout d'abord, que, si la durée du séjour à température inférieure est faible, la récupération exige un nombre de générations de retour moins important lorsque l'adaptation thermique initiale est plus importante.

En outre, comme le montre le graphique de la figure 2_6, cette restauration s'exerce encore après seulement cinq générations de retour à 23,5° à la suite d'un stage de 18 générations à 18°, dans le cas de la lignée *453*, tandis qu'un retour de plus longue durée s'avère nécessaire dans le cas de la lignée *277*.

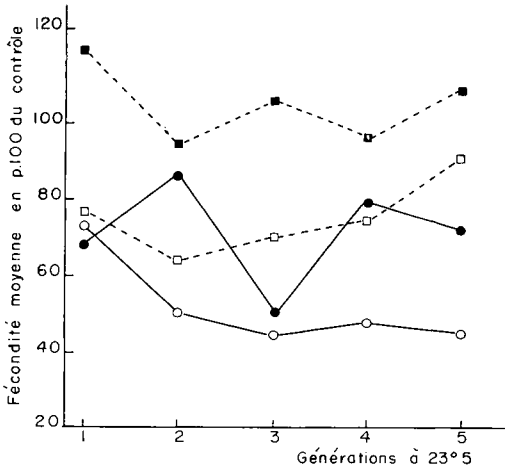


FIG. 2_6. — *Variation de la fécondité moyenne au cours des générations successives suivant le retour à 23,5° des lignées 277 et 453.*

(La fécondité est exprimée en pourcentage de celle de la souche maintenue continuellement à 23,5°).

Lignée *277* (la moins adaptée) :

●——● Retour à 23,5° après 5 générations à 18°.
○——○ Retour à 23,5° après 18 générations à 18°.

Lignée *453* (la mieux adaptée) :

■- - - -■ Retour à 23,5° après 5 générations à 18°.
□- - - -□ Retour à 23,5° après 18 générations à 18°.

C — *Conclusions*

Entre les conclusions fournies par les expériences de retour et celles résultant des expériences de descente seule, il n'existe aucun désaccord. Cette constatation se trouve renforcée par le fait que, dans l'une et l'autre des modalités, on observe une bonne reproductibilité des expériences. Ainsi, par exemple, les deux lignées A' et *Y* descendues de 23,5° à 22° (BRUN, 1966 *b*, fig. 1_{13} et 1_{17}) ont été ramenées à 23,5° après avoir séjourné à 22°, d'une part pendant 7 générations, d'autre part pendant 15 générations. Comme l'indique la figure 2_7, les courbes traduisant l'évolution de leur fécondité moyenne pendant les 5 premières générations de retour se montrent, dans chaque cas, très voisines : ici encore le comportement des deux lignées est similaire.

On remarquera toutefois que les résultats de retours sont plus révélateurs de l'état des Nématodes que le simple examen de leur comportement lors du transfert à basse température. Ainsi, tandis qu'une descente à 18° des Nématodes les plus adaptés à la température élevée de 23,5° (lignée *453*), bien que poursuivie pendant

18 générations, est impuissante à entraîner des modifications de fécondité, celles-ci se révèlent incontestablement lorsque de tels animaux sont ramenés à 23,5°. Le tableau 2_5 montre en effet que la différence de fécondité moyenne observée lors du retour à 23,5° entre, d'une part, la classe des trois premières générations de des-

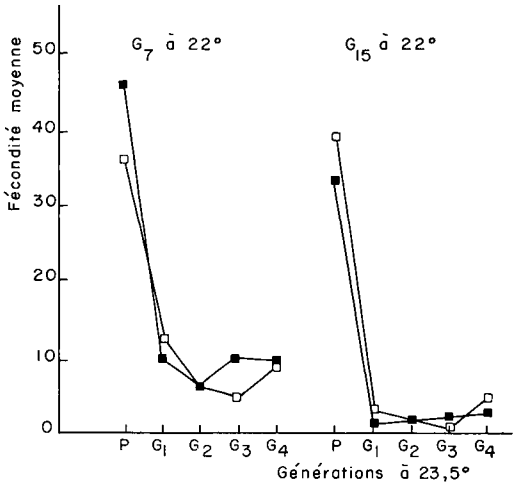


FIG. 2_7. — *Variations de la fécondité moyenne des générations successives des deux lignées parallèles Y et A' ramenées à 23,5° après des séjours de 7 et 15 générations à 22°.*

■——■ Lignée A'
□——□ Lignée Y
(Cf. BRUN, 1966 *b* : arbre généalogique, fig. 1_{13} *b*).
Milieu *2,3 S*. Modalité expérimentale II.
Nombre moyen de géniteurs, à chaque génération, pour chaque lignée = 12,3.

TABLEAU 2_5

Comparaison, par le test de t, de la fécondité moyenne, lors des retours à 23,5°, des Nématodes de la lignée 453 *ayant séjourné plus ou moins longtemps à 18°.*
(Les différences significatives correspondent à des probabilités ⩽ 0,05).

Générations de retour à 23,5°	Fécondité moyenne		Probabilité
	Après 1 à 3 générations de séjour à 18°	Après 13 à 15 générations de séjour à 18°	
1re génération	40,5	28,1	P = 0,03
2e génération	46,9	29,2	P < 0,02
3e génération	37,9	26,3	P = 0,04

cente à 18° et, d'autre part, la classe des 13 à 15e générations de descente à cette température, est toujours significative. Le retour à 23,5° rend donc évidente une transformation qui, à 18°, restait encore latente, exigeant, à cette température, une durée plus longue pour s'exprimer.

Compte tenu de cette remarque, les conclusions suivantes s'imposent :

1° Les mécanismes adaptifs mis en place par un long séjour à la chaleur et l'élévation progressive de la température d'élevage font preuve d'une certaine stabilité.

2° Cette stabilité se manifeste :

a) par l'impossibilité — pour une lignée suffisamment adaptée à la chaleur — de retrouver, lors de sa descente à une température inférieure prolongée pendant 18 générations, la fécondité caractéristique de la souche maintenue à cette température.

b) par l'impossibilité, toujours pour une lignée suffisamment adaptée à la chaleur, lors des retours à la température d'adaptation, d'avoir une fertilité aussi basse que celle des Nématodes transférés directement à cette température.

c) par une rapide « récupération » lors du retour des animaux à la température d'adaptation.

3° Cette stabilité est fonction :

a) de l'ampleur des modifications apportées aux conditions d'adaptation (température de descente, durée de séjour à cette température de descente).

b) du degré d'adaptation des Nématodes aux températures élevées. Elle dépend, en effet, d'une part de la température élevée supportée, d'autre part de la durée du maintien des animaux à la température d'adaptation.

De toutes ces caractéristiques, la plus remarquable correspond sans doute à la liaison existant entre la stabilité des mécanismes adaptatifs et le degré d'adaptation des Nématodes. C'est qu'une telle relation n'a jamais été relevée, dans le cadre de la thermo-adaptation génétique, même à propos des Microorganismes. Si JOLLOS (1921) distingue, en ce qui concerne *Paramecium caudatum*, trois types d'adaptation d'après leur persistance lors du retour aux conditions initiales : modifications, modifications durables, mutations, il les conçoit comme des modalités d'adaptation différentes et ne les relie pas directement au niveau thermique supporté par les Paramécies. Notons cependant que la liaison ainsi constatée entre stabilité et degré d'adaptation se trouve assez fréquemment décrite, chez les Pluricellulaires, sous l'influence de facteurs chimiques (BOCHNIG, 1957 ; BOETTGER, 1956 ; COLE et *al.*, 1956 ; DAVID, 1962 ; DERBENEVA-UKHOVA, 1962 ; EDDY et *al.*, 1955 ; EMERSON et CUSHING, 1946 ; GASSER, 1959 ; LUCHNIKOVA, 1964 ; PIMENTEL et *al.*, 1953 ; SMIRNOV, 1961).

CHAPITRE II. — PHYSIOLOGIE DE L'ADAPTATION : MODIFICATIONS DE LA GAMÉTOGENÈSE ET ACCOUTUMANCE AUX TEMPÉRATURES ÉLEVÉES

A — *Données préliminaires*

Avant d'entreprendre l'analyse des modifications de la gamétogenèse sous l'influence de températures élevées, je rappellerai brièvement certains points examinés de façon détaillée dans des publications antérieures.

1. *Techniques cytologiques.*

Les techniques cytologiques employées sont celles décrites par NIGON (1949), NIGON et BRUN (1955). La gonade, étalée en frottis, est colorée au Feulgen-vert lumière ; dans ces conditions, les observations se bornent aux chromosomes et aux limites nucléaires et cellulaires.

2) *La gamétogenèse normale.*

Chez cet hermaphrodite autogame, la gonade est formée de deux tubes identiques se rejoignant à leur extrémité distale. Dans chaque tube (fig. 2_8), les premiers gamètes formés évoluent en spermatozoïdes. Ceux-ci s'accumulent à la fin du tube où ils féconderont les ovocytes qui apparaissent ensuite, l'ovogenèse remplaçant de façon définitive la spermatogenèse initiale.

L'ovogènese (fig. 2_8 *a*). — Dès que le Nématode a atteint la maturité sexuelle, on voit se succéder régulièrement, du cul-de-sac terminal à l'utérus où s'accumulent les œufs avant d'être pondus : *germigène, synapsis, pachytène* et *diacinèse.* Au début de la diacinèse s'effectuent conjointement l'accroissement cytoplasmique et l'individualisation cellulaire. En fin de diacinèse, la fécondation déclenche les divisions de maturation d'où résulte l'œuf typique.

La spermatogenèse — Ses premiers stades se réalisent chez l'animal jeune ce qui en rend l'étude délicate. Cependant, chez des Nématodes proches de l'état adulte, on peut encore observer (fig. 2_8 *b*) la diacinèse et les divisions de maturation, ainsi que la spermiogenèse.

3) *Les principaux types de modifications des structures gamétogénétiques* (fig. 2_9).

D'une façon générale, les altérations de la gamétogenèse, constatées chez les Nématodes portés à températures élevées, ressemblent à celles qui résultent des chocs thermiques (BRUN, 1955). On peut les résumer ainsi :

a) *Modifications nucléaires* (fig. 2_9 *a* à 2_9 *f*).

Outre la pycnose (fig. 2_9 *h*) et la dispersion des éléments chromatiniens due à une désagrégation du noyau, on peut rencontrer les anomalies suivantes :

Déconjugaison ou Désynapsis. — Peut-être parce que la chaleur rompt les chiasmes (HENDERSON, 1963), dès le pachytène, les chromosomes homologues, étroitement appariés dans un ovocyte normal, peuvent se séparer. A la diacinèse, du fait de la condensation des chromosomes, on peut facilement observer tous les intermédiaires entre les 6 bivalents habituels (fig. 2_9 *a*) et 12 univalents (fig. 2_9 *c*).

Polyploïdie (fig. 2_9 *d*). En fait, la polysomie (fig. 2_9 *e*) semble plus fréquente que la polyploïdie. On peut, en effet, compter au niveau du germigène jusqu'à 29 chromosomes ; au niveau de la diacinèse jusqu'à 73.

Noyaux géants (fig. 2_9 *f*). — Ils sont caractérisés à la fois par des dimensions considérables (jusqu'à 10 fois le diamètre d'un noyau normal) et par une structure dense et complexe qui interdit toute analyse précise de leur constitution.

b) *Modifications de la structure cellulaire* (fig. 2_9 *g* et *h*).

Dans l'examen d'une gonade normale (fig. 2_8) on est frappé, dès l'abord, par la distribution sensiblement régulière des noyaux à l'intérieur d'une même zone. Au contraire, dans certaines conditions d'élevage, on aperçoit, de suite, des grou-

pements irréguliers de noyaux, resserrés entre eux et séparés des autres. Ainsi, l'ensemble des noyaux germigènes peut se grouper, d'une façon plus ou moins dense, dans l'axe de cette zone. Le plus souvent, *l'agglomération* porte sur une fraction seulement des noyaux qui, au nombre de 3 à 30, se rassemblent en petits amas dans une zone cytoplasmique limitée : ainsi apparaissent de véritables *cellules plurinucléées* (fig. 2_9 *g*). Celles-ci se constituent à tous les niveaux de la gonade. Mais c'est dans la zone terminale de l'ovaire qu'elles prennent leur plus grande extension. On y rencontre, en effet, tous les intermédiaires entre l'ovocyte typique, uninucléé, et l'étendue cytoplasmique indivise occupant la totalité de la zone dans laquelle de nombreux noyaux d'aspect analogue ou de types divers, sont groupés ou répartis sans ordre (fig. 2_9 *h*). Parfois, le rassemblement des noyaux peut être si dense que la figure formée, impossible à analyser, rappelle l'amas géant hyperchromatinien. Ainsi la perte d'individualité nucléaire s'associerait à la perte d'individualité cellulaire.

B — *Les modifications de la gamétogenèse au cours du vieillissement des Nématodes*

Dans toutes les conditions expérimentales employées (sauf pour les animaux soumis à des températures immédiatement stérilisantes), on constate que les animaux jeunes sont fertiles : la stérilité s'installe ensuite, plus ou moins vite selon les conditions. Il paraissait donc nécessaire d'examiner l'évolution de la gamétogenèse chez l'animal adulte à mesure de son vieillissement afin de saisir l'avènement de la stérilité sur le plan de la cytologie.

Pour cela, on a examiné un certain nombre d'individus dans chaque type d'expériences. Ces individus ont été prélevés à des moments définis de la période de reproduction caractéristique de l'expérience étudiée. En général, on a étudié d'abord des individus en début de production ovogénétique, puis au milieu et à la fin de leur phase de fertilité. Enfin, on a prélevé des individus devenus stériles. A ces divers stades, les anomalies cytologiques ont été répertoriées et dénombrées. Ainsi l'évolution de l'ovogenèse, chez les individus maintenus à 18°, a été résumée dans le tableau 2_6.

La même opération a été répétée dans six autres situations, soit :

— lignée acclimatée à 23,5° depuis 406 générations : tableau 2_7.

— 1re génération à 23,5° après transfert direct de 18 à 23,5° : tableau 2_8.

— lignée adaptée à 23,5° depuis 406 générations mais descendue à la température de 18°, soit pendant 1 génération (tabl. 2_9), soit pendant 20 générations (tabl. 2_{10}).

— 1re génération de retour à 23,5°, après cette descente à 18° d'une génération seulement (tabl. 2_{11}) ou de 20 générations (tabl. 2_{12}).

Pour chaque stade, le nombre de gonades observées a varié, selon les expériences, entre 4 et 42, avoisinant le plus souvent la vingtaine. Dans ces conditions, il ne faut accorder aux chiffres et proportions mentionnés dans les tableaux qu'une valeur indicative.

1. *Évolution de la gamétogenèse dans les souches adaptées à 18° et 23,5°* (tabl. 2_6 et 2_7).

De la comparaison des tableaux 2_6 et 2_7, il ressort nettement que l'évolution de la gamétogenèse chez les animaux acclimatés à 23,5° est approximativement

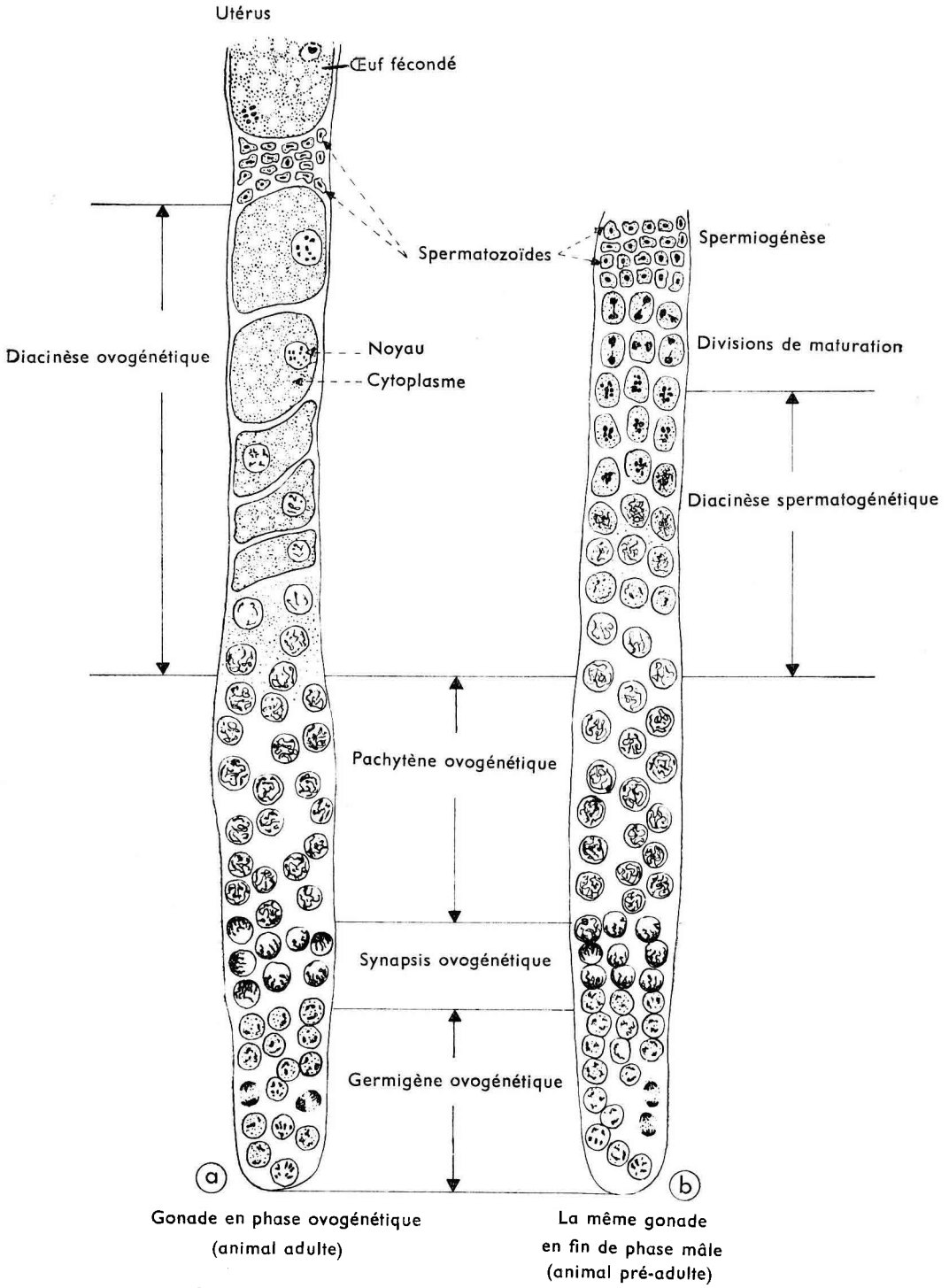


FIG. 28. — *Représentation schématique de la gamétogenèse normale dans un ovotestis de* C. elegans *à deux stades différents de son développement.* (Chaque fois, une moitié seulement de la gonade a été représentée - × 300).

FIG. 2_9. Pl. 1 — *Les principaux types de modifications des structures gamétogénétiques* (Sublimé acétique, Feulgen-vert lumière).

FIG. 2_9 *a* : Diacinèse ovogénétique normale : 6 bivalents (× 2 400).

FIG. 2_9 *b* et *c* : Déconjugaison diacinétique (× 2 400).
Fig. 2_9 *b* : 5 bivalents 2 univalents.
Fig. 2_9 *c* : 1 bivalent 10 univalents.

FIG. 2_9 *d* : Ovocyte diacinétique octoploïde : 48 chromosomes (× 700).

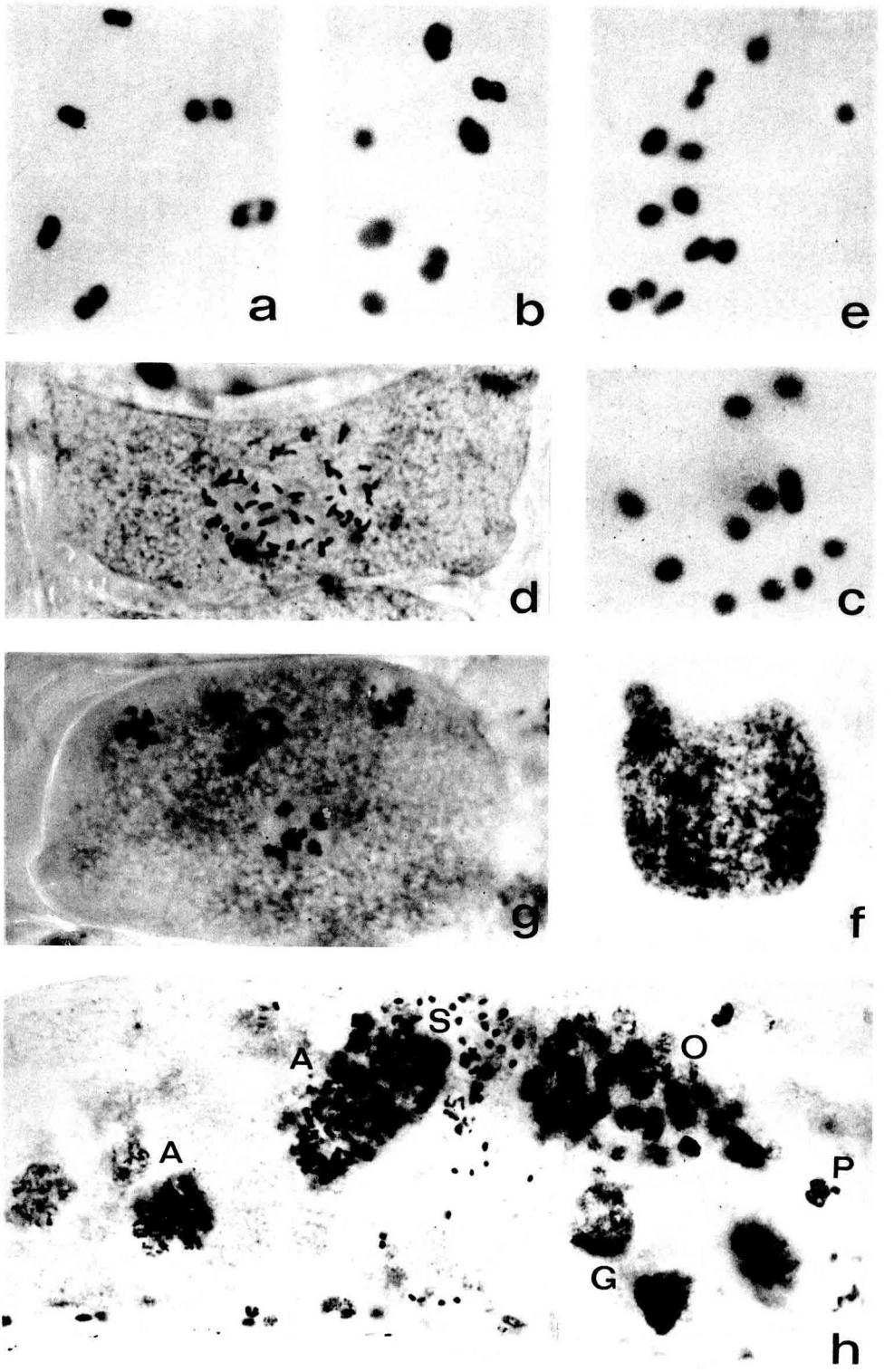
FIG. 2_9 *e* : Noyau diacinétique polysomique : 6 bivalents 2 univalents (× 2 400).

FIG. 2_9 *f* : Noyau géant hyperchromatinien au niveau d'un ovocyte diacinétique (× 700). (Comparer la taille de ce noyau à ceux normaux de la fig. 2-9 g, au même grandissement).

FIG. 2_9 *g* : Ovocyte diacinétique plurinucléé (× 700).

FIG. 2_9 *h* : Structure de la zone diacinétique et du début de l'utérus en fin de période féconde chez des Nématodes transférés directement de 18 à 23,5° (× 400) (cf. tabl. 2_8).

A : noyaux de type pachytène, agglomérés.
G : œuf avec noyaux géants hyperchromatiniens.
O : œuf avec noyaux normaux et pycnotiques.
P : noyaux pycnotiques.
S : spermatozoïdes.



J.-L. BRUN

TABLEAU 2_6

Modification de la gamétogenèse lors du vieillissement des Nématodes à la température habituelle d'élevage : 18°.

20 % = rares noyaux géants : 20 p. 100 des gonades étudiées présentent de rares noyaux géants hyperchromatiniiens.
L'absence d'indications signifie absence d'anomalies.

Stade du vieillissement observé	Proportions de Nématodes avec anomalies cytologiques					Nombre de spermatozoïdes	Nombre moyen de descendants
	Ovogenèse				œufs		
	zone germigène	zone synaptique	zone pachytène	zone diacinétique			
Début de la période féconde (4 j. 1/2)						# 400	De 4 j. 1/2 à 6 jours = 52,6
Milieu de la période féconde (7 jours)				20 % = derniers ovocytes plurinucléés. Noyaux géants.	40 % = quelques noyaux géants parmi les œufs normaux.	80 à 100	De 6 jours à 7 j. 1/2 = 68,1
Fin de la période féconde (9 jours)	20 % = rares noyaux géants.	10 % = extension du synapsis aux dépens du pachytène		100 % = ovocytes plurinucléés. Nombreux noyaux géants. 30 % = noyaux agglomérés. 10 % = polyploïdie-désynapsis.	100 % = noyaux géants. Encore quelques œufs normaux.	45 % = 30 35 % = 20 20 % = 0	Au-delà de 7 j. 1/2 = 26,1
Animaux stériles (10 jours)	100 % = assez nombreux noyaux géants, noyaux pycnotiques, noyaux agglomérés. Dispersion chromatinienne.	100 % = plus de synapsis	100 % = assez fréquents noyaux agglomérés, noyaux géants. Disparition du rachis.	100 % = ovocytes plurinucléés. Très nombreux noyaux géants, noyaux agglomérés. Assez nombreux désynapsis, polyploïdie.	100 % = tous les œufs anormaux. Noyaux géants surtout. Noyaux pycnotiques.	100 % = 0	Fécondité totale moyenne = 146,8 ± 15,4

TABLEAU 2_7

Modifications de la gamétogenèse lors du vieillissement des Nématodes appartenant à la 406e génération adaptée à 23,5°.

15 % = rares noyaux géants : 15 p. 100 des gonades étudiées présentent, parmi les noyaux normaux, de rares noyaux géants.
L'absence d'indications signifie absence d'anomalies.

Stade du vieillissement observé	Proportions de Nématodes avec anomalies cytologiques					Nombre de spermatozoïdes	Nombre moyen de descendants
	Ovogenèse				Œufs		
	zone germigène	zone synaptique	zone pachytène	zone diacinétique			
Début de la période féconde (3 jours)						80 % = 200 20 % = 150	De 3 jours à 3 j 1/2
Milieu de la période féconde (3 jours 1/2)				90 % = quelques structures désynaptiques parmi les noyaux normaux.	10 % = pas d'œufs 90 % = quelques structures pycnotiques parmi les œufs normaux.	85 % = 20 à 100 15 % = 10	= 25,1
Fin de la période féconde (4 jours)	15 % = rares noyaux géants.		50 % = rares noyaux polyploïdes.	100 % = quelques noyaux normaux. Surtout structures désynaptiques. Quelques ovocytes plurinucléés. Rares noyaux géants.	100 % = mélange d'œufs normaux et pycnotiques. 20 % = en outre, quelques noyaux géants.	70 % = 10 30 % = 0	de 3 j 1/2 à 4 jours = 11,3
Animaux stériles (5 jours)	100 % = rares noyaux normaux. Surtout des noyaux géants, polyploïdes et pycnotiques. Quelques noyaux agglomérés et dispersion chromatinienne.	100 % = plus de synapsis.	100 % = noyaux normaux encore fréquents. Quelques noyaux polyploïdes et agglomérés. Zone réduite.	100 % = structures désynaptiques. Noyaux géants, polyploïdes, agglomérés, pycnotiques.	100 % = pycnose et quelques noyaux géants.	100 % = 0	Fécondité totale moyenne = 36,4 ± 4,6

la même qu'à 18°. Tout au plus doit-on remarquer que si, à 18°, les modifications diacinétiques les plus caractéristiques sont les ovocytes plurinucléés et les noyaux géants, dans la souche adaptée à 23,5°, les noyaux géants sont peu fréquents : l'anomalie la plus typique s'avère être la déconjugaison.

2. *Évolution de la gamétogenèse chez les Nématodes transportés directement de 18° à 23,5°* (tabl. 2_8).

Dans ces conditions, le comportement de la gamétogenèse diffère considérablement de celui décrit dans le paragraphe précédent. Les altérations apparaissent en effet très précocement, puisqu'on les décèle dès la fin de la spermatogenèse. Elles semblent, en outre, porter en premier lieu sur la multiplication des gonies dans la zone germigène. Puis elles touchent la phase diacinétique de croissance des ovocytes qui est alors très faiblement représentée, tandis que se généralisent les structures nucléaires anormales. Enfin, conséquence probable du blocage des divisions goniales, l'ovaire se vide.

3. *Évolution de la gamétogenèse dans les lignées adaptées à 23,5° mais ayant subi un passage à 18°* (tabl. 2-11 et 2-12).

En comparant les tableaux 2_{11} et 2_{12} entre eux et avec les tableaux précédemment cités, deux constatations peuvent être faites :

a) le passage des Nématodes acclimatés depuis 406 générations à 23°5, pendant une seule génération à 18° (tableau 2_{11}) s'avère sans conséquences notables sur les processus méiotiques. Il est intéressant de noter que la fécondité des Nématodes n'est pas significativement différente dans les deux cas : 40,0 ± 7,1 et 36,4 ± 4,6.

b) lorsque les animaux ont séjourné 20 générations à 18°, le retour à 23,5° (tabl. 2_{12}) entraîne de nettes analogies avec l'ovogenèse de la première génération 18° → 23,5° (tabl. 2_8). Cependant, cette gamétogenèse conserve au moins une des particularités de la lignée maintenue à 23,5° : dans les deux cas, la déconjugaison des bivalents est un aspect caractéristique. Ce caractère intermédiaire des altérations cellulaires s'accorde avec les chiffres que fournit l'étude de la fécondité.

4. *Évolution de la gamétogenèse dans les lignées adaptées à 23,5° mais transplantées ensuite à 18°* (tabl. 2_9 et 2_{10}).

Aussi bien dans le cas de la 1re génération effective à 18° (tabl. 2_9) que dans celui de la 20e génération passée à cette température (tabl. 2_{10}), les anomalies apparaissent plus tardivement que chez les Nématodes maintenus constamment à 18° (tabl. 2_6). Cette question de délais mise à part, l'évolution de la gamétogenèse semble se réaliser de façon analogue à ce que l'on voit dans la souche à 18°. Ainsi les déconjugaisons diacinétiques qui caractérisaient la souche adaptée à 23,5° ne se produisent plus.

Signalons encore, car elle est ici particulièrement manifeste, la liaison entre le moment où apparaissent les transformations ovogénétiques et les modifications de la fécondité. Les altérations sont les plus tardives dans le cas de la 1re génération à 18° : le taux de reproduction des Nématodes y est alors le plus élevé : 235,8 ± 16,8 au lieu des 146,8 ± 15,4 caractéristiques de la souche maintenue à 18°. Après 20 générations à 18°, la fécondité s'abaisse à 190,1 ± 18,1 et les perturbations de l'ovogenèse sont plus précoces.

TABLEAU 2_8

Modifications de la gamétogenèse lors du vieillissement des Nématodes appartenant à la première génération à 23,5°, à la suite du transfert direct de 18 à 23,5°.

100 % = majorité des noyaux en prométaphase : toutes les gonades observées montrent, dans cette zone, une majorité de noyaux prométaphasiques.

Stade du vieillissement observé	Proportions de Nématodes avec anomalies cytologiques					Nombre de spermatozoïdes	Nombre moyen de descendants
	Ovogenèse				Œufs		
	zone germigène	zone synaptique	zone pachytène	zone diacinétique			
Début de la période féconde (3 jours)	100 % = Majorité des noyaux en prométaphase. Quelques noyaux pycnotiques et désorganisés. 80 % = extension de la zone.	100 % = zones réduites		20 % = rares ovocytes plurinucléés. 10 % = rares ovocytes anucléés.	20 % = quelques œufs anormaux (noyaux géants)	# 200	De 3 jours à 3 j. 1/2 = 5,9
Milieu de la période féconde (3 j. 1/2)	100 % = zone très volumineuse. Noyaux pycnotiques ou désorganisés. Quelques noyaux géants ou agglomérés.	100 % = zones très réduites		100 % = quelques ovocytes normaux. Ovocytes plurinucléés et anucléés. Noyaux agglomérés. Quelques noyaux géants.	100 % = quelques œufs normaux parmi les anormaux (noyaux géants, quelquefois pycnotiques).	40 % = 20 30 % = 10 20 % = 40 10 % = 0	
Fin de la période féconde (4 jours)	100 % = *idem* mais en plus accentué. Proportion plus forte de noyaux géants.	100 % = n'existent plus		100 % = surtout noyaux agglomérés, géants, pycnotiques (cf. fig. 2_9 *h*). Rares ovocytes. normaux. Rares figures désynaptiques.	100 % = rares œufs normaux. Noyaux géants. Rares pycnoses.	40 % = 2 à 10 60 % = 0	De 3 j. 1/2 à 4 jours = 1,2
Animaux stériles (5 jours)	100 % = *idem* mais agglomération des noyaux qui se colorent mal.	100 % = n'existent plus		100 % = *idem* mais colorabilité faible.	80 % = œufs anormaux (noyaux géants). 20 % = plus d'œufs.	90 % = 0 10 % = 2 à 10	Fécondité totale moyenne = 7,1 ± 2,2
	La gonade se vide						

TABLEAU 2_9

Modifications de la gamétogenèse lors du vieillissement des Nématodes appartenant à la première génération à 18° après descente de 23,5° à 18°.

75 % = zone normale mais réduite : 75 p. 100 des gonades étudiées montrent une extension réduite de cette zone sans qu'il soit possible d'y déceler des anomalies cytologiques (l'absence d'indications signifie absence d'anomalies).

Stade du vieillissement observé	Proportions de Nématodes avec anomalies cytologiques					Nombre de spermatozoïdes	Nombre moyen de descendants
	Ovogenèse				Œufs		
	zone germigène	zone synaptique	zone pachytène	zone diacinétique			
Début de la période féconde (4 j. 1/2)						# 400	De 4 jours 1/2 à 6 jours = 59,4
Milieu de la période féconde (7 jours)						100 à 150	De 6 jours à 7 j. 1/2 = 82,8
Fin de la période féconde (9 j. 1/2)			75 % = zone normale mais réduite.	5 % = ovocyte plurinucléé en fin de zone avec noyaux géants.		40 à 80	Au-delà de 7 j 1/2 = 93,6
Animaux stériles (10 j. 1/2)	10 % = 2 à 3 noyaux tétraploïdes parmi les noyaux normaux.		100 % = zone réduite. 20 % = ovocytes diacinétiques intercalés parmi les noyaux pachytènes.	30 % = ovocytes plurinucléés avec noyaux géants.	70 % = que 3 ou 4 œufs peu segmentés. dont 10 % = noyaux géants. 30 % = nombreux œufs très segmentés (anormaux ?).	10 à 40	Fécondité totale moyenne = 235,8 ± 16,8

TABLEAU 2_{10}

Modifications de la gamétogenèse lors du vieillissement des Nématodes appartenant à la 20e génération à 18° après descente de 23,5° à 18°.

40 % = zone normale mais réduite : 40 % des gonades étudiées présentent une zone moins étendue que normalement mais sans anomalies cellulaires distinctes. (L'absence d'indications signifie absence d'anomalies).

Stade du vieillissement observé	Proportions de Nématodes avec anomalies cytologiques					Nombre de spermatozoïdes	Nombre moyen de descendants
	Ovogenèse				Œufs		
	zone germigène	zone synaptique	zone pachytène	zone diacinétique			
Début de la période féconde (4 j. 1/2)						# 400	De 4 jours 1/2 à 6 jours = 65,2
Milieu de la période féconde (7 jours)						100 à 150	De 6 jours à 7 jours 1/2 = 77,6
Fin de la période féconde (9 j. 1/2)	40 % = zone normale mais réduite.		50 % = zone normale mais réduite.	40 % = ovocytes plurinucléés. Dont 25 % avec noyaux géants et 15 % avec noyaux agglomérés.	50 % = quelques noyaux géants parmi les œufs normaux.	30 % = 40 60 % = 30 10 % = 20	Au-delà de 7 jours 1/2 = 47,5
Animaux stériles (10 j. 1/2)	80 % = zone normale mais réduite. Dont 20 % = quelques noyaux géants et rares noyaux pycnot. ou agglomérés.	90 % = zone normale mais réduite. 10 % = intercalation de noyaux pachytènes.	80 % = zone normale mais réduite. 20 % = intercalation de noyaux synaptiques ou diacinétiques.	100 % = ovocytes plurinucléés. 80 % = noyaux géants. Quelques noyaux agglomérés.	100 % = tous les œufs sont anormaux. Noyaux géants surtout. Noyaux pycnotiques.	50 % = 20 10 % = 10 40 % = 0	Fécondité totale moyenne = 190,1 ± 18,1

TABLEAU 2_{11}

Modifications de la gamétogenèse lors du vieillissement des Nématodes appartenant à la 1re génération de retour à 23,5°, après une descente d'une génération à 18°.

20 % = un ou deux noyaux géants : 20 p. 100 des gonades étudiées montrent, parmi les noyaux normaux, la présence d'un ou deux noyaux géants hyperchromatiniens. (l'absence d'indications signifie absence d'anomalies).

Stade du vieillissement observé	Proportions de Nématodes avec anomalies cytologiques					Nombre de spermatozoïdes	Nombre moyen de descendants
	Ovogenèse				Œufs		
	zone germigène	zone synaptique	zone pachytène	zone diacinétique			
Début de la période féconde (3 jours)				5 % = Rares structures désynaptiques en fin de zone.		300	
Milieu de la période féconde (3 j. 1/2)	20 % = un ou deux noyaux géants parmi les noyaux normaux.			30 % = normale. 70 % = structures normales et structures désynaptiques. Dont 20 % = ovocytes plurinucléés. Et 10 % = rares noyaux polyploïdes.	40 % = normaux. 60 % = quelques œufs anormaux à noyaux pycnotiques. 5 % = noyaux géants dans un œuf.	100 à 150	40,0 ± 7,1
Fin de la période féconde (4 jours)	90 % = quelques noyaux géants et pycnotiques.		50 % = zone réduite.	100 % = structures désynaptiques plus nombreuses. Quelques ovocytes plurinucléés, noyaux polyploïdes et agglom Rares noyaux normaux et géants.	100 % = rares œufs normaux. Surtout de la pycnose. Quelques noyaux géants.	80 % = 40 à 60 20 % = 10 à 20	
Animaux stériles (5 jours)	100 % = que des noyaux géants, pycnotiques et agglomérés, quelques dispersions chromatiniennes.	100 % = zones réduites, quelques noyaux agglomérés et polyploïdes, surtout pachytènes.		100 % = plus de noyaux normaux. Ovocytes plurinucléés ou anucléés. Noyaux désynaptiques, agglomérés et géants.	100 % = peu d'œufs. Noyaux pycnotiques, quelquefois géants.	10 % = 2 à 10 90 % = 0	

TABLEAU 2_{12}

Modifications de la gamétogenèse lors du vieillissement des Nématodes appartenant à la 1re génération de retour à 23,5°, après un descente de 20 générations à 18°.

100 % = prométaphases prédominantes : la totalité des gonades étudiées montre, dans cette zone, une prédominance marquée et anormale des figures prométaphasiques. (l'absence d'indications signifie absence d'anomalies).

Stade du vieillissement observé	Proportions de Nématodes avec anomalies cytologiques					Nombre de spermatozoïdes	Nombre moyen de descendants
	Ovogenèse				Œufs		
	zone germigène	zone synaptique	zone pachytène	zone diacinétique			
Début de la période féconde (3 jours)	100 % = prométaphases prédominantes. 10 % = quelques noyaux géants.			30 % = quelques structures désynaptiques parmi les noyaux normaux.	20 % = noyaux pycnotiques dans quelques œufs.	200 à 300	
Milieu de la période féconde (3 j. 1/2)	100 % = mélange de noyaux normaux et géants ou agglomérés. Dispersion chromatinienne.	50 % = zone normale mais réduite.	80 % = zone réduite. Dont 30 % = rares noyaux polyploïdes.	10 % = normale. 90 % = mélange de structures normales et désynaptiques. Dont 20 % avec ovocytes plurinucléés et noyaux géants.	10 % = 0. 90 % = œufs normaux et anormaux (pycnose).	10 % = 60 à 100 90 % = 50 à 150	20,3 ± 4,8
Fin de la période féconde (4 jours)	100 % = *idem* mais noyaux normaux rares. Quelques noyaux pycnotiques.	100 % = zone réduite.	100 % = zone très réduite. Quelques noyaux polyploïdes.	100 % = structures désynaptiques. 60 % avec ovocytes plurinucléés, noyaux géants et agglomérés.	20 % = 0. 80 % = très rares œufs normaux. Noyaux pycnotiques parfois géants.	70 % = 10 à 40 30 % = 0 à 10	
Animaux stériles (5 jours)	100 % = noyaux géants, pycnotiques, agglomérés. Dispersion chromatinienne. Colorabilité faible.	100 % = plus de figures synaptiques, pachytènes et diacinétiques typiques. Rares noyaux agglomérés, géants, pycnotiques. Rare dispersion chromatinienne. Colorabilité faible.			100 % = œufs (?) aberrants remplis de noyaux pycnotiques et géants.	100 % = 0	
	La gonade à tendance à se vider						

C. — *Conclusions*

L'analyse cytologique fournit donc des indications sur les processus qui commandent ou limitent la fécondité des Nématodes. Elle nous conduira également à des hypothèses sur le déterminisme physiologique de l'adaptation.

1. *Les variations de la fécondité.*

Trois mécanismes pouvaient être responsables d'une diminution ou d'un arrêt de la reproduction :

— altération du développement embryonnaire ou larvaire ;
— désorganisation de la spermatogenèse ;
— perturbation de l'ovogenèse.

Tout concourt à incriminer ce dernier processus.

Un certain nombre d'arguments ressortent clairement de l'analyse précédente :

a) Dans toutes les conditions examinées, le parallélisme entre la production d'ovocytes anormaux et l'instauration de la stérilité est trop évident pour qu'on puisse le considérer comme fortuit. Il n'est pour s'en convaincre, que de suivre l'évolution de la fécondité lors du vieillissement des Nématodes élevés continuellement à 18° ou descendus de 23,5° à cette température : on constate alors (tabl. 2_{13}) que la fécondité diminue surtout lorsque les animaux dépassent 7 jours 1/2, âge critique à partir duquel les anomalies ovogénétiques se multiplient.

TABLEAU 2_{13}

Évolution de la fécondité moyenne des Nématodes, appartenant à des lignées différentes, en fonction de leur vieillissement à 18°.

(Les Nématodes descendus de 23,5° à 18° sont issus de la 412e génération à 23,5°. Milieu *2,3S*. Modalité expérimentale II).

Souche	Fécondité moyenne jusqu'à l'âge de 7 jours 1/2	Fécondité moyenne des animaux au-delà de 7 jours 1/2 de développement
23,5° → 18° (1re génération)	142,2	93,6
23,5° → 18° (20e génération)	142,8	47,5
18°	120,7	26,1

b) Aucune anomalie morphologique n'a été constatée au cours de la spermatogenèse.

c) Les modifications ovogénétiques précèdent constamment les transformations visibles des œufs : elles sont donc incontestablement à leur origine.

D'autres données que, pour simplifier l'exposé, je n'ai pas encore relatées, vont dans le même sens :

a) Le développement embryonnaire ou larvaire manifeste une résistance considérable vis-à-vis des températures élevées. Ainsi des œufs âgés de 0 à 24 heures,

prélevés à 13° et transportés à 24,5°, 25°,26° et même 28°, se développent à ces températures : ils fournissent toutefois des adultes stériles.

b) Si la spermatogenèse ne montre pas d'anomalies morphologiques, les modifications de la fécondité pourraient cependant être attribuées

— soit à la limitation du stock de spermatozoïdes ;
— soit à l'existence de spermatozoïdes inactifs.

Or, la production dénombrée de spermatozoïdes varie au maximum dans le rapport de 1 à 2 : les variations du nombre de spermatozoïdes ne peuvent donc pas expliquer les grandes variations observées dans la fécondité. En revanche, on peut supposer que les ovocytes plurinucléés ou les masses cytoplasmiques énormes qu'ils forment sont susceptibles d'entraîner des groupes de spermatozoïdes stockés dans le réceptacle séminal. Il n'est donc pas étonnant que les spermatozoïdes disparaissent rapidement chez les animaux inféconds (tabl. 2_8).

Pour ce qui concerne l'existence éventuelle de spermatozoïdes inactifs, on constate que si l'on ramène à 18° des adultes qui se sont formés à température élevée, leur fécondité est immédiatement relevée. Ainsi, dans une expérience, un lot de jeunes adultes a été descendu de 23° à 18°. Leur fécondité moyenne a été de 115,7 alors que celle des témoins à 23° était de 78,6 et celle des témoins à 18° : 141,5. Cette augmentation de fécondité peut être mise au compte — et c'est mon opinion — d'une augmentation du nombre d'ovocytes normaux formés à 18°. Néanmoins, on peut supposer aussi qu'à 18° le nombre de spermatozoïdes actifs dépasse celui des spermatozoïdes qui fonctionnent normalement à 23°. Cela conduirait à admettre qu'une partie des spermatozoïdes produits à 23°, sous une forme originellement active, se trouverait inactivée par le séjour à température élevée qui correspondrait à une sorte de vieillissement accéléré des spermatozoïdes. Il s'agit là, pour le moment, d'hypothèses difficiles à écarter complètement. On notera toutefois que les arguments en leur faveur sont faibles, tandis que de nombreux faits indiscutables militent en faveur d'une limitation intervenant au niveau de l'ovogenèse.

2. *La signification physiologique de l'adaptation.*

Si la stérilité des Nématodes inadaptés est due à une ovogenèse anormale, il s'ensuit que l'adaptation résulte d'une modification compensatrice intervenue dans la physiologie de la gonade. Que peut-on dire au sujet de la nature de cette modification ?

Une première constatation résulte de l'examen des individus adaptés à température élevée et ramenés à 18°. Nous avons vu que, chez ces individus, les traits qui définissent, sur le plan cytologique, le caractère stérile d'un ovaire, apparaissent plus tardivement que chez les témoins. D'autre part, si on examine la fécondité de ces individus en fonction d'une coupure établie arbitrairement vers la fin de la période féconde (tabl. 2_{13}), on constate que, dans les premiers jours de cette période, la fertilité des témoins (souche à 18°) et des animaux transplantés n'est guère différente. En revanche, au-delà de 7 jours 1/2, la différence est très importante : tout se passe donc comme si la fécondité accrue des individus transplantés était due à une simple prolongation de la période féconde. Ainsi, lorsqu'on les place tous à la même température de 18°, les animaux acclimatés à température élevée se carac-

térisent par une évolution plus lente vers la gonade infonctionnelle, que l'on pourra qualifier de sénile.

L'examen des individus, acclimatés et non acclimatés, portés à température élevée, fournit un élément de comparaison parallèle. On y trouve les mêmes anomalies de structure ovocytaire. Cependant, ces anomalies apparaissent dès le début de l'ovogenèse chez les individus non acclimatés, tandis que, dans une souche adaptée, elles se produisent un peu plus tard seulement et permettent donc la formation régulière d'un nombre appréciable d'ovocytes. On peut donc considérer que la température élevée entraîne une évolution accélérée de l'ovaire vers un état « déséquilibré » et improductif. Dans ces conditions, l'acclimatation apparaît comme une aptitude à subir plus lentement ces modifications qui caractérisent le vieillissement de la gonade.

Toutefois, cette façon de voir ne paraît pas tout expliquer. Nous avons vu, en effet, que les animaux non acclimatés montrent, à côté des altérations nucléaires caractéristiques de la gonade sénescente, une structure très particulière de l'ovaire. Celle-ci se traduit par une réduction extrême des zones du synapsis et du pachytène au profit d'un accroissement du germigène. Tout se passe comme si le franchissement des premiers stades de la méiose se trouvait bloqué dans la plus grande partie des ovogonies. Il s'agit là d'une altération précoce dont on ne trouve aucun parallèle dans la souche témoin à 18°. Peut-être faut-il expliquer par ce mécanisme le fait que les animaux portés de 18° à 23° possèdent moins de spermatozoïdes que les individus de la souche à 18° : dans ce cas, on serait conduit à admettre que l'évolution de la spermatogenèse elle-même marque, finalement, une certaine sensibilité vis-à-vis de la température élevée.

En définitive, le processus d'acclimatation paraît s'exprimer en deux points :

— les animaux adaptés à température élevée se distinguent des animaux non acclimatés par un certain retard dans la production des figures qui caractérisent la sénescence de l'ovaire. Ce retard est visible quelle que soit la température à laquelle est effectuée la confrontation ;

— les animaux non acclimatés réagissent à la température élevée par un certain blocage de la méiose qui se trouve levé chez les individus adaptés.

DISCUSSION

Les problèmes que pose la stabilisation progressive des mécanismes adaptatifs responsables de l'accoutumance de *C. elegans* aux températures élevées seront abordés dans la troisième partie. Je n'examinerai donc ici que des questions relatives à la physiologie de l'adaptation.

A — *Propriétés physiologiques des Nématodes adaptés aux températures élevées*

Les œufs embryonnés sont très résistants aux températures élevées, qu'ils soient fournis par une souche adaptée ou non. Ainsi la fécondité particulière des Nématodes adaptés ne peut être imputée qu'au fonctionnement de la glande géni-

tale. Dans les conditions thermiques que j'ai employées, le fonctionnement de la gonade ne paraît guère affecté dans sa phase initiale. C'est lorsque la gonade fonctionne comme ovaire que des structures anormales se révèlent conduisant à la production d'ovocytes inviables et à l'épuisement de l'ovaire. Il est intéressant de constater que ces modifications s'observent également à la température habituelle d'élevage, c'est-à-dire 18°, sous l'effet du vieillissement : elles se présentent donc comme des constantes de la phase femelle. Dans le cours du processus d'accoutumance interviennent donc des mécanismes qui modifient l'extension respective des diverses anomalies ovocytaires et freinent leur apparition trop précoce par rapport au développement général de l'organisme. En définitive, l'adaptation de *C. elegans* se présente essentiellement comme une régulation des processus de croissance et de différenciation au niveau de l'ovogenèse. La diminution de taille des Nématodes (1) d'une part, confirme la modification des équilibres de croissance chez les animaux adaptés, d'autre part révèle que cette régulation s'exerce non seulement au niveau de l'ovaire mais aussi en ce qui concerne la croissance générale. A ce sujet d'ailleurs, il est peut-être bon de remarquer que la diminution de taille d'un animal en fonction de la température d'adaptation a été souvent signalée : ainsi, à propos des Paramécies, par HERTWIG (1903) et POLJANSKY (1957).

On se trouve donc conduit à supposer que l'action principale des températures élevées s'exerce au niveau des déséquilibres caractéristiques du vieillissement de l'ovaire. Chez un animal bien adapté, ces processus séniles s'installent relativement tard et permettent dès lors la production d'une certaine descendance. Chez un animal non adapté, le vieillissement est au contraire très précoce : s'il se fait sentir dès le début de la production ovogénétique, toute descendance se trouve exclue.

Les mécanismes mis en jeu sont peut-être analogues à certains de ceux qui fournissent à divers Métazoaires poïkilothermes la possibilité d'opérer une accoutumance physiologique aux températures élevées (BĚLEHRÁDEK, 1957 ; MELLANBY, 1953 ; PRECHT et *al.*, 1955 ; MAYNARD-SMITH, 1957 ; PROSSER, 1958 ; FRY, 1958 ; LEVITT, 1958 ; PROSSER et *al.*, 1961 ; MILKMAN, 1962).

Diverses explications — entre lesquelles les prolongements envisagés à ce travail permettront peut-être de choisir — ont été avancés par les auteurs :

1° Stabilisation des lipides par modification progressive du degré de saturation des acides gras, ce qui a pour effet d'élever graduellement le point de fusion (théorie lipoïdique de BĚLEHRÁDEK, 1935 et HEILBRUNN, 1950 ; voir aussi FRAENKEL et HOPE, 1940).

2° Stabilisation des protéines par modification de leurs associations avec l'eau (KLINGENBERG, 1952 ; CHRISTOPHERSEN et PRECHT, 1953 ; LIEMBKE et KAUFMANN, 1954 ; PRECHT et *al.*, 1955 ; BOWLER, 1963 ; RING et CHRISTOPHERSEN, 1964).

3° Stabilisation dynamique des taux enzymatiques (théorie dynamique d'ALLEN, 1950). Le déséquilibre entraîné par l'inactivation rapide des enzymes aux températures élevées se trouverait progressivement compensé par une accélération au niveau de certains processus de synthèse spécifiques.

(1) A 24,5°, la lignée accoutumée à cette température depuis 41 générations mesure 0,84 mm ± 0,06 de long ; par contre, la 1re génération à 24°5 issue du transfert direct de la souche maintenue constamment dans les conditions habituelles d'élevage de 18° mesure 1,08 mm ± 0,05.

B — *Le vieillissement des parents exerce-t-il une influence sur la fécondité de leurs descendants ?*

Dans toutes les expériences relatées dans ce travail, ce problème a été esquivé du fait que les géniteurs ont toujours été choisis — dans la descendance d'un reproducteur sélectionné — parmi les animaux qui atteignaient les premiers l'état adulte.

Cependant les études cytologiques qui conduisaient à établir une certaine liaison entre adaptation et sénilité amenaient à envisager quelques expériences dans cette voie. Ces expériences, toutefois, n'ont pas pu être poussées très loin. En effet, la longue durée de mes expériences imposait le choix d'un nombre très limité de modalités expérimentales. En outre, la multiplication de celles-ci aurait conduit à une diversification des expériences qu'il eût été impossible de maîtriser dans une première étape. Le tableau 2_{14} rassemble les résultats d'un ensemble d'expériences effectuées

TABLEAU 2_{14}

Influence du vieillisement des parents (P) sur la fertilité des descendants (F_1) au cours d'une expérience comportant passage des géniteurs P et F_1 à la température de 18°

f = fécondité moyenne ; s = pourcentage de stériles
Effectif total des F_1 dont la fécondité a été étudiée : 298

24°5 milieu *2,3 S*	102e génération à 24°5 ; f = 23,6 ; s = 2,1 ↓ œufs P ↓ Larves P de 1 j ½ à 2 j			
	↓ Larves P préadultes ↓ Adultes P 1er jour → œufs F_1			
18° milieu *1 S*	↓ Adultes P 2e jour → œufs F_1	→	Adultes F_1 : f = 96,3 s = 2,1	24,5° milieu *2,3 S*
	↓ Adultes P 3e jour → œufs F_1	→	Adultes F_1 : f = 68,0 s = 3,7	
	↓ Adultes P 4e jour → œufs F_1	→	Adultes F_1 : f = 30,2 s = 14,1	
	↓ Adultes P 5e jour → œufs F_1	→	Adultes F_1 : f = 19,9 s = 31,9	

à partir de Nématodes adaptés depuis une centaine de générations à 24,5°. Ces animaux (P) ont été transférés à l'état de larves, âgées de 1 jour 1/2 et 2 jours, à 18° sur milieu *1 S* où, après avoir atteint l'état adulte, ils se reproduisent pendant 5 jours. La descendance ainsi obtenue (F_1) est ramenée à 24,5° sous la forme d'œufs : sa fécondité ainsi que le pourcentage de stériles ont été étudiés sur milieu *2,3S*.

Il apparaît que la fécondité des animaux F_1 décroît considérablement en fonction de l'âge atteint par leur parents P au moment de leur production. La fréquence des cas de stérilité s'accroît parallèlement (des résultats analogues sont obtenus lorsque les F_1 sont reportés et cultivés à 24,5° sur milieu *1 S*).

Ces résultats présentent un caractère préliminaire et il serait dangereux de les généraliser imprudemment. Néanmoins, il est permis de se demander si, dans les cultures effectuées entièrement à température élevée, une influence de l'âge parental peut également exister. En fait, les données actuelles ne nous permettent d'apporter à cette question aucune réponse ferme ; cependant, nous verrons, dans la 3e Partie, que certaines observations peuvent s'expliquer en admettant cette hypothèse. Dans l'immédiat, l'acquisition de données expérimentales sur ce sujet se heurte à un certain nombre de difficultés pratiques : en effet, la variabilité inhérente à la durée du développement conjuguée à la brièveté de la période de reproduction à température élevée ne permettent pas d'obtenir, par un simple examen des cultures, une idée sûre de l'ordre d'émission des descendants issus d'un même parent. L'information correspondante pourra sans doute être acquise au prix d'une sophistication importante des méthodes utilisées, ce qui m'a interdit de chercher à l'obtenir dans la phase présente de mon exploration.

Toutefois, l'observation effectuée concernant l'influence exercée par l'âge des parents vient recouper d'autres informations du même ordre (PAPANICOLAU, 1910 ; LANSING, 1954 ; DAVID, 1962). Conjuguée aux résultats de l'observation cytologique, elle nous permet d'imaginer soit que la température élevée intervient comme une cause de sénescence accélérée, soit que son influence s'ajoute à celle de la sénescence pour produire les effets que nous avons constatés. Quelle que soit l'interprétation adoptée sur ce point, et malgré l'insuffisance des données expérimentales, cette assimilation entre l'action de la température élevée et celle du vieillissement, nous permet d'émettre l'hypothèse que l'effet cumulatif observé, de génération en génération, au niveau de l'influence de la température, pourra peut-être s'étendre à l'influence de l'âge.

Le caractère cumulatif de ces diverses influences expliquerait fort bien que, lors du passage d'une certaine température à une autre supérieure, la fécondité aille en décroissant, d'une génération à la suivante, jusqu'à stérilité complète. Placé dans le cadre de cette hypothèse, le phénomène d'accoutumance apparaîtrait comme la marche d'un processus susceptible de contrecarrer en partie l'évolution caractéristique de la sénescence, quels que soient les facteurs qui peuvent la déterminer.

Reçu pour publication en mars 1966.

SUMMARY

ACCLIMATIZATION OF « CAENORHABDITIS ELEGANS » (NEMATODA) TO HIGH TEMPERATURES
II. — STABILITY AND PHYSIOLOGY OF THE ACCLIMATIZATION

From a « psychrophile » Bergerac stock of *C. elegans* can be obtained strains genetically adapted to high temperatures (22 to 24,5°C : BRUN, 1966 *b*)

The adaptive processes thus established can be most enduring. This appears in the following way :

— a sufficiently heat acclimatized strain taken down to a low temperature (18°) does not recover, after 18 generations, the fertility rate typical of the strain kept at this low temperature throughout.

— the same strain, raised again to its acclimatization temperature, always shows a fertility rate higher than that of the strain raised to this temperature for the first time.

— the animals, raised again to their acclimatization temperature, quickly recover.

Moreover stability depends on :

— the magnitude of the alterations in the acclimatization conditions (lowest temperature and duration of breeding at this temperature).

— the level of acclimatization to high temperatures of the nematodes.

The stabilization of adaptive modifications finally results from a cumulative effect in the action of temperature as well as the adaptation itself.

From an investigation at the cell level upon modifications in gametogenesis, we can draw the conclusion that acclimatization makes two differences :

1. the production of the abnormal figures characteristic of the senescence of the ovary is delayed in acclimatized animals.

2. non-acclimatized animals react to high temperatures by blocking meiosis, what acclimatized nematodes no longer do.

High temperatures seem to induce a speeding up of the senescence phenomena. It could cumulatively act upon several generations. The acclimatization process seems to result from a new physiological balance showing itself, under constant conditions, in a slowing down of the senescence phenomena.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEN M. B., 1950. The dynamic nature of thermophily. *J. gen. Physiol.*, **33**, 205-214.

BĒLEHRĀDEK J., 1935. Temperature and living matter. Protoplasma monog., n° 8, 1 vol. Borntraeger, Berlin, 277 p.

BĒLEHRĀDEK J., 1957. Physiological aspects of heat and cold. *A. Rev. Physiol.*, **19**, 59-82.

BOCHNIG V., 1957. (*Communication personnelle*). In BROWN 1959 : Résistance des Arthropodes aux insecticides. *Org. Mond. Santé*, n° 38, 210 p.

BOWLER K., 1963. A study of the factors involved in acclimatization to temperature and death at high temperatures in *Astacus pallipes*. II. Experiments at the tissue level. *J. Cell. Comp. Physiol.*, **62**, 133-146.

BRUN J., 1966 *a*. Influence des conditions de milieu sur la fécondité de *C. elegans*, à différentes températures *Nematologica*, **12**, n° 4 (sous presse).

BRUN J., 1966 *b*. L'adaptation aux températures élevées chez un Nématode : *Caenorhabditis elegans* MAUPAS, 1900. I. L'adaptation et son développement. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys*, **6**, 127-158.

CHRISTOPHERSEN J., PRECHT H., 1950. Untersuchungen über die Temperaturabhängigkeit von Lebensprozessen bei Hefen. *Biol. Zbl.*, **69**, 300-323.

COLE M. M., COUCH M. D., BURDEN G. S., GILBERT I. H., 1957. Further studies on resistance of human body lice to insecticides. *J. econ. Ent.*, **50**, 556-559.

DERBENEVA-UKHOVA V. P., 1962. Some data on the development and loss of insecticide resistance in housefly (*Musca domestica* L.) in laboratory and natural conditions. *XI Intern. Kong. Entomol. Verhandlg.*, Wien. II, 451-454.

EDDY G. W., COLE M. M., COUCH M. D., SELHMINE A., 1955. Resistance of human body lice to insecticides. *U. S. Publ. Health Repts*, **70**, 1035-1038.

EMERSON S., CUSHING J. E., 1946. Altered sulfonamide antagonism in *Neurospora*. *Fedn. Proc. Fedn. Am. Soc. exp. Biol.*, **5**, 379-389.

FRAENKEL G., HOPE H. S., 1940. The physiological action of abnormally high temperatures on poikilothermic animals. I. Temperature adaptation and the degree of saturation of the phosphatides. *Biochem. J.*, **34**, 1085-1092.

FRY F. E. J., 1958. Temperature compensation. *A. Rev. Physiol.*, **20**, 207-224.

GASSER R., 1959. Ueber den Stand der Resistenz von Spinnmilben gegenüber Akariziden. *IV Intern. Pflanzenschutz-Kong.*, Hamburg 1957, I, 643-646.

HEILBRUNN L. V., 1950. An outline of general physiology. 1 vol., 2nd ed., W. B. Saunders, Philadelphia 748 p.

HENDERSON S. A., 1963. Temperature and chiasma formation in *Schistocerca gregaria*. I. An analysis of the response at a constant 40°C. *Heredity, Lond.*, **18**, 77-94.

HERTWIG R., 1903. Ueber Korrelation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. *Biol. Zbl.*, **23**, 49-62, 108-119.

KLINGENBERG H. G., 1952. Experimentelle Beeinflussung der Hitzekoagulation des Ovalbumins. *Hoppe-Seyler's. Z. physiol. Chem.*, **291**, 16-23.

LANSING A. I., 1954. A non-genic factor in the longevity of Rotifers. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **57**, 455-464.

LEVITT J., 1958. Frost, drought and heat resistance. In *Protoplasmologia* : Physiol. des Protoplasma, n° 6, Lange et Springer, Berlin, 100 p.

LIEMBKE A., KAUFMANN W., 1954. Ueber die Bedeutung zwischen molekularer Kräfte in Proteinen. *Kieler milchw. ForschBer*, **6**, 379-385.

LUCHNIKOVA E. M., 1964. Persistance de la résistance au D. D. T. chez la Drosophile en l'absence d'une sélection entretenant cette résistance (en russe). *Vest. leningr. gos. Univ.*, **19**, 156-162.

MAYNARD-SMITH J., 1957. Temperature tolerance and acclimatization in *Drosophila subobscura*. *J. exp. Biol.*, **34**, 85-96.

MELLANBY K., 1953. Acclimatization and the thermal death point am insects. *Nature, Lond.*, **173**, 582-83.

MILKMAN R., 1962. Temperature effects on day old *Drosophila* pupae. *J. gen. Physiol.*, **45**, 779-799.

PAPANICOLAU G., 1910. Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden (*Simocephalus vetulus* und *Moina rectirostris* var. *Lilljeborgii*). *Biol. Zbl.*, **30**, 689-692, 737-750, 753-774, 785-802.

PIMENTEL D., SCHWARDT M. M., DEWEY J. E., 1953. Development and loss of insecticide resistance in the housefly. *J. econ. Ent.*, **46**, 295-298.

PROSSER C. L., BROWN F. A., 1961. Comparative animal physiology. 1 vol., 2nd éd., W. B. Saunders, Philadelphia, 688 p.

RING K., CHRISTOPHERSEN J., 1964. Untersuchungen über den Einfluss der Adaptationstemperatur auf die Resistenz und Aktivität der Transaminasen von Hefezellen. *Arch. Mikrobiol.*, **48**, 50-65.

SMIRNOV E. S., 1961. Transmission héréditaire du rythme acquis de reproduction chez *Neomyzus circumflexus* BUCKT (Hom. Aphididae) (en russe). *Zh. obshch. Biol.*, **22**, 164-178.