

LA SEXUALISATION DU STOLON CHEZ SYLLIS SPONGICOLA GRÜBE.

par

Jean-Claude Wissocq

Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences de Lille.

Résumé

Pour la première fois, chez les Syllinae, et en particulier, chez *Syllis spongicola*, nous avons décrit une migration des gamètes mâles ou femelles, de la souche vers le stolon. Les gonades ne se développent que dans les segments de la souche. Le stolon reçoit la presque totalité des gamètes venus de la souche et permet leur expulsion.

La migration des cellules sexuelles s'effectue grâce à une ouverture des disséminations. Celle-ci apparaît sous le vaisseau ventral, à la fin de la maturation des cellules sexuelles.

Chez les Syllidiens, au moment de la stolonisation, qu'elle soit scissipare ou gemmipare, l'évolution des gonades se réalise le plus souvent d'une manière synchrone aux transformations somatiques qui accompagnent la formation du stolon. Dans la majorité des cas, les cellules germinales apparaissent dans le stolon.

Cependant, chez les Autolytinae, Meyer (1914) dans son étude de la stolonisation gemmipare d'*Autolytus hesperidum* (Claparède) = *Autolytus prolifer* (O. F. Müller) constate que, chez les femelles, les gamètes se forment dans la souche et migrent ultérieurement dans le stolon. Plus récemment, Gidholm (1963) retrouve des faits semblables dans la stolonisation d'*Autolytus edwardsi* (De Saint-Joseph) et *Autolytus brachycephalus* (Marenzeller) et apporte des précisions nouvelles sur le processus de migration des ovocytes.

Quant aux Syllinae, si De Saint-Joseph (1886), Albert (1886), Malaquin (1893) observent, chez *Syllis spongicola* (Grube) la formation des cellules germinales dans les deux tiers environ des segments de ce ver, ils ne signalent jamais de migration de ces éléments sexuels de la souche vers le stolon.

Une étude approfondie de la stolonisation de ce Syllidien nous a permis d'observer, d'une part, la genèse des gonades mâles et femelles uniquement dans la souche, d'autre part, l'envahissement ultérieur du stolon par les éléments sexuels issus de la souche.

Nous nous proposons ici de décrire cette migration observée pour la première fois chez les Syllinae, d'en discuter les causes et la signification et enfin, de comparer ce phénomène à celui observé par Gidholm chez diverses espèces d'Autolytinae.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les *Syllis spongicola* ont été récoltés à Roscoff (1). Ils ont été isolés en boîte de Pétri, dans de l'eau de mer tyndallisée, renouvelée tous les 8 jours, et élevés, à jeûn, à la température de 20° C.

I. - Morphogenèse des gonades. Migration des produits génitaux.

Beaucoup de détails sur la stolonisation de *Syllis spongicola* ont déjà été donnés par un certain nombre d'auteurs et, en particulier, par Albert (1886). Nous n'insisterons donc pas sur la description des transformations stoloniales.

1. Morphogenèse des gonades.

Langerhans (1879), Albert (1886), De Saint-Joseph (1886), Okada (1937) avaient remarqué que, chez *Syllis spongicola*, les produits génitaux mâles ou femelles, pouvaient s'étendre dans une grande partie de la souche et même jusqu'au niveau du ventricule, mais ils pensaient que les gonades se développaient à la fois dans la souche et le stolon.

Or, l'étude d'un grand nombre de *Syllis spongicola*, recueillis en cours de stolonisation, nous a permis, au contraire, de constater que la différenciation sexuelle s'effectuait uniquement dans les métamères de la souche.

Chez les mâles, on observe dans la souche un grand nombre de spermatocytes, spermatides et spermatozoïdes. Dans le stolon, on ne peut distinguer autour de l'ampoule génitale que plusieurs cellules bloquées au stade de spermatogonie (Pl. II, 3 et 4).

Chez les femelles parvenues à maturité, les ovocytes dont les plus jeunes sont encore entourés par quelques cellules folliculeuses, emplissent complètement le coelome de la souche. Dans le stolon, aucun ovocyte n'est visible ; seules, quelques gonies s'observent autour du vaisseau génital.

L'absence de gamètes dans le stolon ne signifie pas que celui-ci soit dépourvu de cellules sexuelles primordiales. Nous avons vu, au contraire, qu'il en existait autour du vaisseau génital, mais leur évolution ne survient pas.

En outre, comme Albert (1886) l'avait fort bien remarqué, les segments subissant les transformations stoloniales sont pour la plupart rapidement néoformés au moment de la sexualisation. Les segments de la souche sont donc caractérisés par leurs potentialités sexuelles alors que les métamères néoformés sont le siège des transformations stoloniales somatiques. Toutefois, il faut se garder de considérer ce fait comme une règle absolue. En effet, chez des individus à croissance

(1) Nous adressons nos très vifs remerciements à M. le Professeur Teissier, Directeur de la Station Biologique, et à son personnel, pour les facilités qu'ils nous ont procurées pour la récolte et l'étude de ce matériel.

postérieure rapide, de nombreux segments néoformés ne participent pas à la constitution du stolon. Ils se comportent alors comme des métamères anciens, c'est-à-dire que, seul, le tissu germinal s'y développe. D'autre part, certains *Syllis* sectionnés expérimentalement à la limite entre souche et stolon régénèrent un nombre insuffisant de segments, et plusieurs métamères de la souche, déjà remplis de gamètes, sont intégrés à la partie régénérée pour former un stolon de longueur normale (20 à 30 segments environ).

Finalement, par l'absence de gonades, l'atrophie considérable de l'intestin, l'élargissement important des parapodes, le stolon se transforme en un véritable réceptacle de produits génitaux venus de la souche ; le nombre restreint de segments (20 à 30) peut ainsi recevoir la plus grande partie des éléments germinaux formés dans les nombreux métamères (50 à 60) de la souche.

En général, le détachement du stolon survient seulement après l'immigration des gamètes, dont un certain nombre subsiste parfois dans les derniers segments de la souche.

2. Migration des produits génitaux.

A part quelques *Syllis spongicola* plus ou moins traumatisés lors de la récolte, tous les autres, parvenus à un complet état de maturité, ont montré le passage des éléments germinaux mâles ou femelles dans le stolon.

La migration des produits génitaux survient au moment où l'évolution stoloniale est complètement terminée, c'est-à-dire lorsque les soies pélagiques sont apparues (Pl. I, Pl. II, 1 et 2).

L'examen, *in vivo*, au microscope, d'animaux femelles, dont les ovocytes envahissaient déjà la moitié du stolon, nous a permis de constater que le passage des ovocytes s'effectuait du côté ventral, au niveau de la chaîne nerveuse. Chez un individu, nous avons observé une sorte de flux et de reflux continuels à ce niveau.

L'étude histologique d'individus, fixés au moment de la migration génitale, a révélé, chez les deux sexes, la présence d'un orifice au niveau des dissépiments et sous le vaisseau ventral (Pl. III, 5 et 6 ; Pl. IV, 8 et 9). Dans la majorité des cas, cette ouverture ne s'étend pas jusqu'à la chaîne nerveuse, et, latéralement, dépasse à peine les limites du vaisseau. De part et d'autre du tube digestif, les septums conservent leur intégrité.

L'emplacement de cet orifice correspond à une région plus fragile du dissépiment, au niveau du vaisseau ventral. En effet, en dehors de cette zone de faible étendue, de nombreuses fibres musculaires s'entrecroisent entre le vaisseau ventral et la chaîne nerveuse, et, de part et d'autre de celle-ci, d'autres fibres s'irradient en éventail vers les parois latérales et dorsale du corps.

Cette ouverture n'a qu'une existence éphémère, concomitante de la migration, comme nous avons pu le contrôler par l'histologie. Ultérieurement, à l'exception de quelques septums (Pl. IV, 10 et 11), la plupart d'entre eux reprennent leur aspect initial.

La rupture du dissépiment est vraisemblablement la résultante de l'accroissement de volume occupé par les produits génitaux en

évolution, qui détermine, d'une part, une distension des parois du corps et, par conséquent, du dissépinement et, d'autre part, une pression importante sur le septum.

Mais, sous quelle influence les cellules sexuelles, parvenues à maturité, se dirigent-elles toutes vers le stolon ? Nous pensons que, les produits génitaux sont expulsés vers l'arrière par une série d'ondes de contraction du corps du *Syllis*, partant de la région antérieure et s'étendant vers la région postérieure. Il est possible aussi que l'intestin joue un rôle par ses mouvements péristaltiques. Les gamètes n'ont pas de mouvements propres et leur migration est purement passive.

A l'intérieur du stolon, on assiste à l'envahissement des segments par les éléments germinaux. Mais, on observe parfois un arrêt momentané de la colonisation à un niveau quelconque du stolon (Pl. III, 7).

II. - Discussion.

Il convient tout d'abord de faire une remarque importante au sujet de la migration des produits génitaux ; chez *Syllis spongicola*, les néphridies des stolons mâles s'accroissent considérablement et changent totalement de forme. Elles assurent l'évacuation du sperme. Le canal cilié de néphridies de stolons mâles détachés est en effet le plus souvent très dilaté et rempli de spermatozoïdes. Par contre, comme Okada (1937) l'avait déjà remarqué, dans le stolon femelle, les organes segmentaires ne présentent pas un tel développement et l'expulsion des ovocytes doit se faire par rupture des parois latérales du corps.

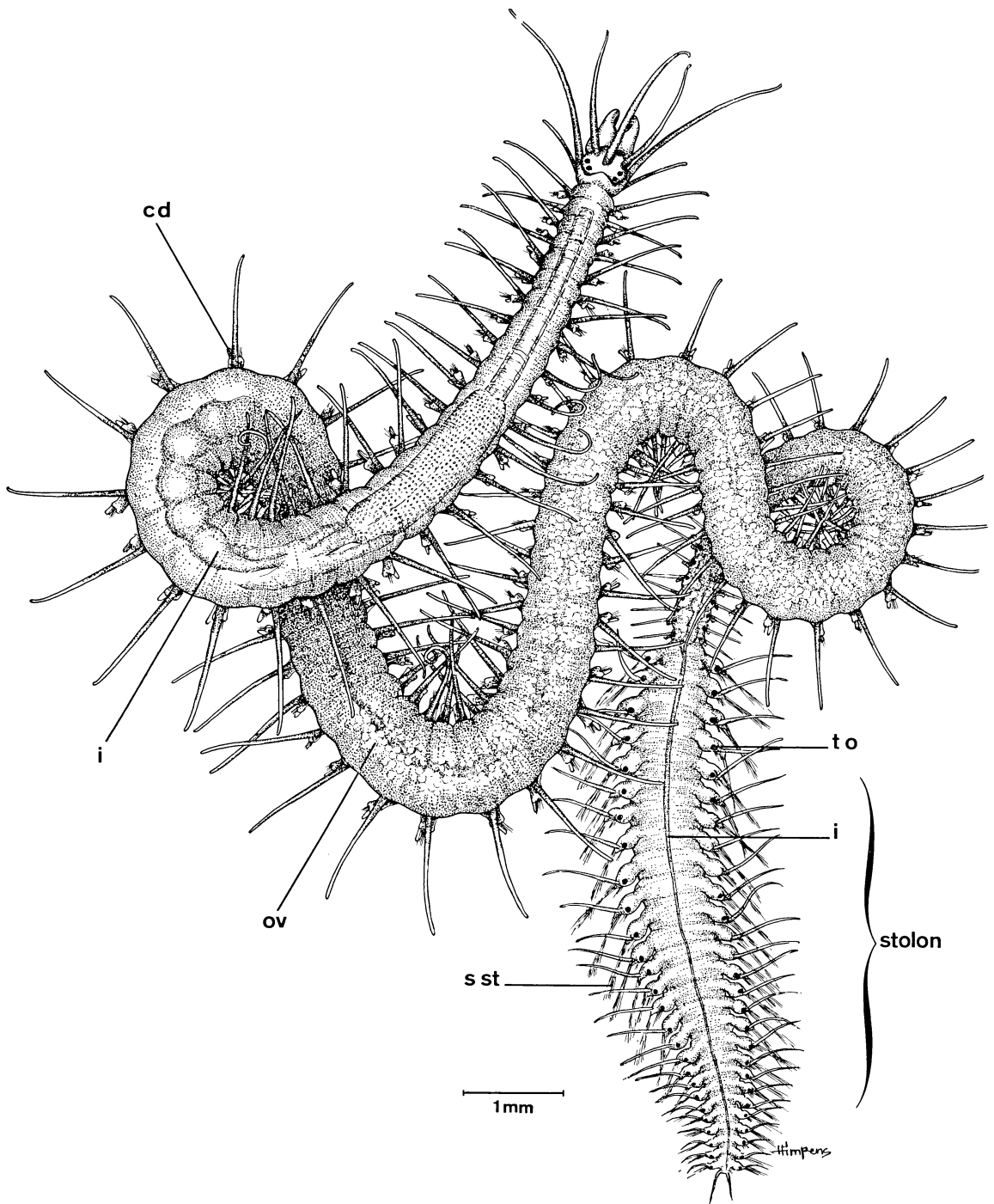
On pourrait toutefois se demander si cette migration est véritablement nécessaire pour permettre l'évacuation des cellules sexuelles. En conséquence, nous avons pratiqué des sections à la limite entre souche et stolon, au moment où celui-ci est encore vide de gamètes. Les résultats de ces expériences nous permettent de distinguer deux cas :

1° Plusieurs segments régénérés à l'extrémité postérieure de la souche et un certain nombre de segments anciens subissent les transformations stolonales, comme nous l'avons signalé précédemment. Une migration a lieu ensuite et les produits génitaux sont évacués par le stolon.

2° La régénération se fait très lentement, les métamères les plus postérieurs de la souche subissent une transformation somatique, la migration ne s'effectue pas et l'expulsion des cellules sexuelles n'a pas lieu malgré une hypertrophie néphridienne chez les mâles.

Il faut préciser que ces observations ont été faites sur des animaux qui ont survécu au moins deux mois après la section de leurs segments postérieurs. Les témoins, non opérés, avaient, durant ce laps de temps, déjà stolonisé une fois. Certains avaient même subi une deuxième sexualisation mâle et avaient présenté une nouvelle migration des spermatozoïdes.

Il semble donc que seul, le stolon soit apte à émettre les gamètes grâce aux néphridies chez les mâles, aux téguments histolysés chez les femelles.



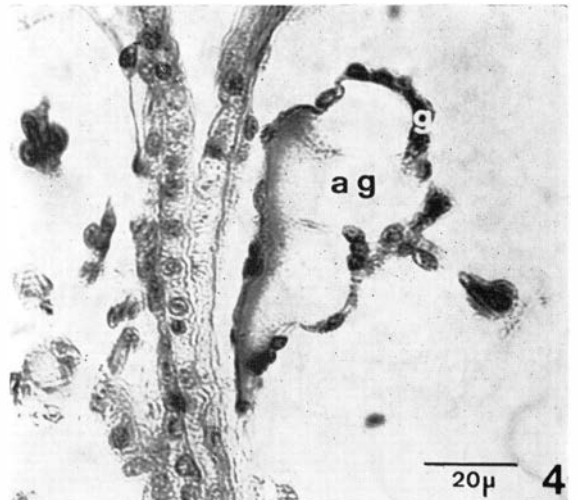
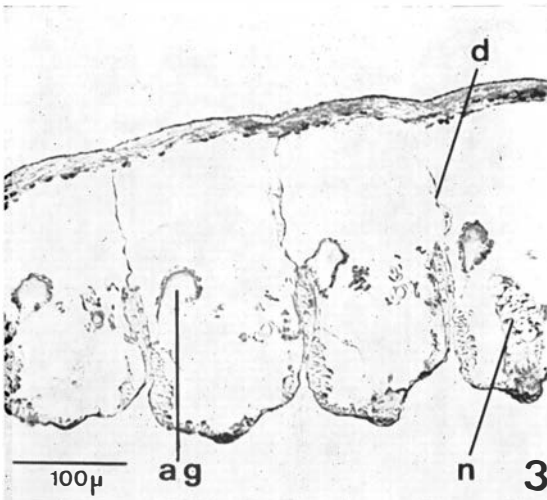
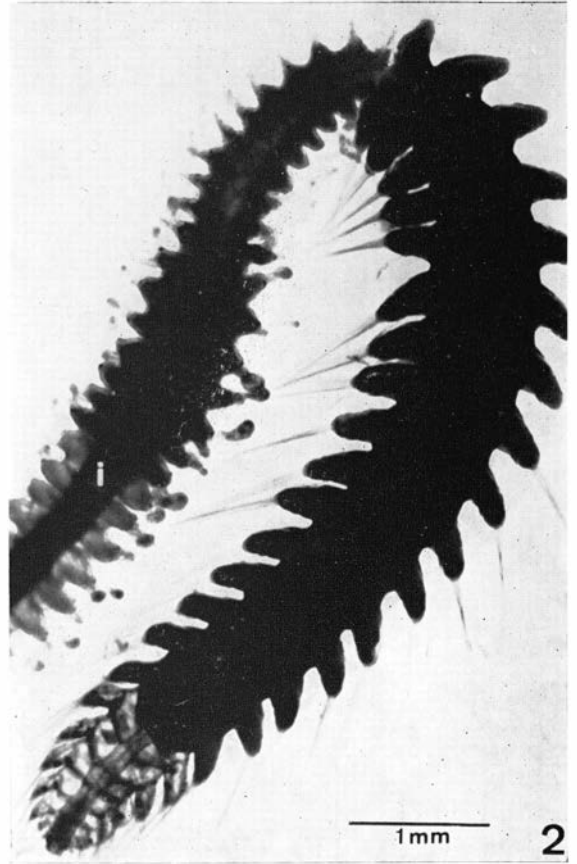
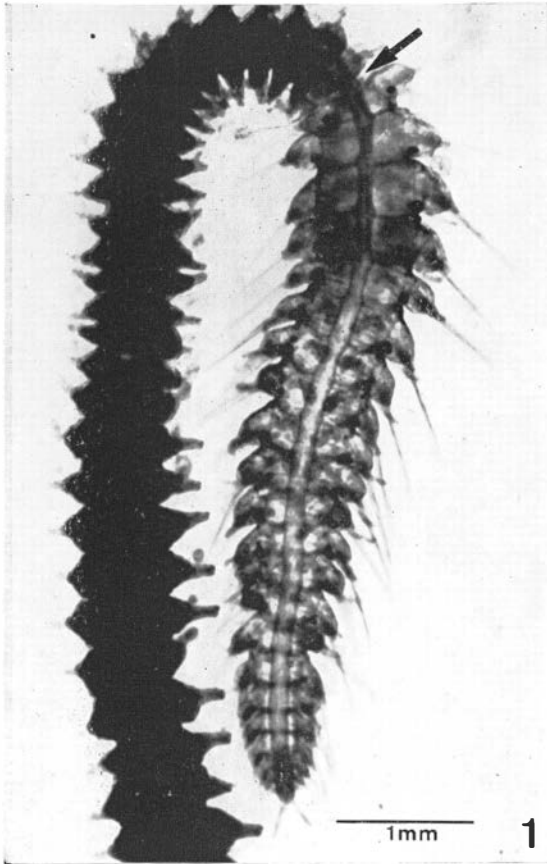
J.C. Wissocq

PLANCHE I

M. Himpens del.

Syllis spongicola femelle en cours de stolonisation.

Les ovocytes (ov) envahissent la plupart des segments de la souche. Le stolon est vide de tout élément germinal. cd : cirre dorsal ; to : tache oculaire ; i : intestin ; s st : soies stoloniales.



J.C. Wissocq

PLANCHE II

1. *Syllis spongicola* mâle en stolonisation avant la migration des produits génitaux dans le stolon. La flèche indique la limite entre la souche, remplie de spermatozoïdes, et le stolon dont le coelome est encore vide.
2. *S. spongicola* mâle après la migration des spermatozoïdes dans le stolon (même individu que 1, deux jours plus tard). Dans les six premiers segments de la souche, visibles sur la photographie, la disparition des produits génitaux laisse voir, par transparence, l'intestin (i).
3. Coupe longitudinale d'un stolon mâle avant la migration génitale. ag : ampoule génitale ; d : dissépinement ; n : néphridie.
4. Détail d'une ampoule génitale (ag) d'un stolon mâle. g : gonies primordiales.

Si l'on compare les modalités de la migration chez les Autolytinae et *Syllis spongicola*, plusieurs différences sont à relever.

Il convient d'abord de remarquer que, chez les Autolytinae, étudiés par Gidholm, le passage des gamètes de la souche vers les stolons n'a lieu que chez les femelles. Dans le coelome des stolons, se développent des « vitellaria », formés par des ovocytes abortifs qui constituent des éléments nutritifs pour les ovocytes provenant de la souche.

Chez *Syllis spongicola* par contre, nous n'avons jamais observé dans les stolons que des cellules germinales au stade de jeune ovogonie. Ces cellules présentent un cytoplasme presque dépourvu de vitellus et ne peuvent, de ce fait, jouer un rôle nutritif.

Gidholm a découvert, chez les Autolytinae, une chambre ovocytaire qui s'étend à la fois dans les segments fertiles de la souche et stériles du stolon ; ses parois sont formées par un épithélium coelomique provenant des ovaires et des vitellaria. Les ovocytes tombent dans cette chambre et migrent ensuite vers la chaîne de stolon.

Enfin des ouvertures des septa s'observent dès le début de la formation des ovocytes. Mais, bien qu'elles soient plus larges, elles sont situées au même niveau que celles du *Syllis spongicola* ; d'autre part, les cavités ovocytaires segmentaires sont réunies les unes aux autres par un canal central.

CONCLUSION

La stolonisation, chez *Syllis spongicola*, est caractérisée par le fait que la sexualisation survient uniquement dans les segments de la souche ; les produits génitaux subissent ensuite une migration vers les métamères du stolon. Ce processus, signalé pour la première fois chez les Syllinae, est comparable à celui qui avait déjà été observé chez plusieurs Autolytinae. Il convient de remarquer à ce sujet que dans les deux cas, aussi bien chez *Syllis spongicola* que chez les *Autolytus* étudiés, la stolonisation est corrélative d'une néoformation rapide de segments destinés à former le stolon. Cependant, chez *Syllis spongicola*, la migration des produits génitaux de la souche vers le stolon survient dans les deux sexes alors que chez les Autolytinae, elle n'intervient que chez les individus femelles, c'est-à-dire dans le sexe où la gamétogenèse réclame une mobilisation importante de réserves.

Summary

For the first time, in Syllinae, and particularly, in *Syllis spongicola*, we have described a migration of the male or female gametes, from the stock towards the stolon.

The gonads only grow in segments of the stock. The stolon receives nearly all the gametes emanating from the stock and allows their expulsion.

The germ cells migration takes place by means of a septal aperture. This appears, beneath the ventral vessel, at the end of the germ cells maturation.

Zusammenfassung

Zum erstenmal bei den Sylliden, insbesondere bei der Art *Syllis spongicola*, wird eine Wanderung der männlichen und weiblichen Keimzellen aus dem Muttertier, der sog. Amme, in Richtung des hinteren Abschnittes, dem späteren Stolo, beschrieben.

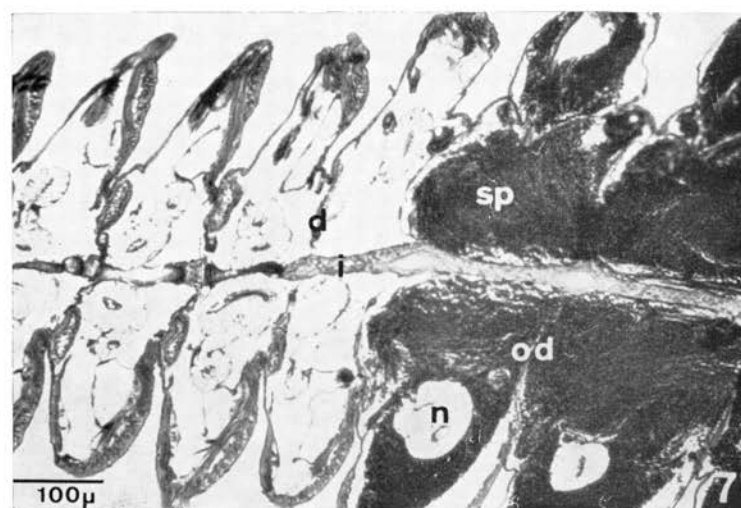
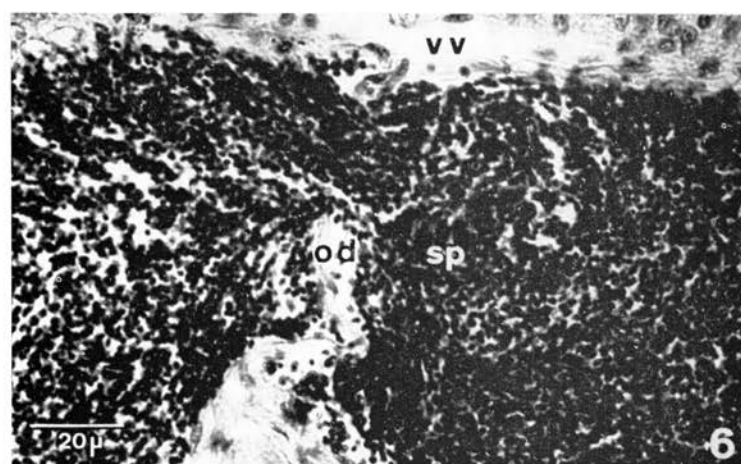
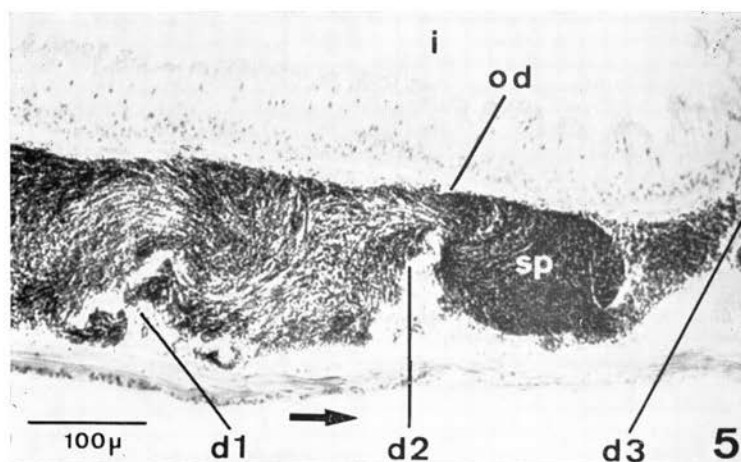
Die Gonaden entwickeln sich ausschliesslich in den Segmenten der Amme. Der Stolo erhält beinahe die Gesamtheit der aus der Amme hervorgehenden Keimzellen, und ermöglicht deren Ausscheidung. Die Wanderung der Geschlechtszellen erfolgt mittels einer in den Segmenten bestehenden Öffnung. Diese tritt unter dem Bauchgefäss nach der Reifung der Keimzellen hervor.

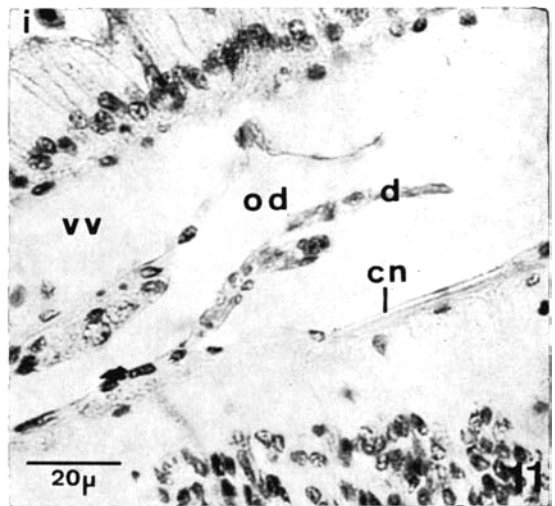
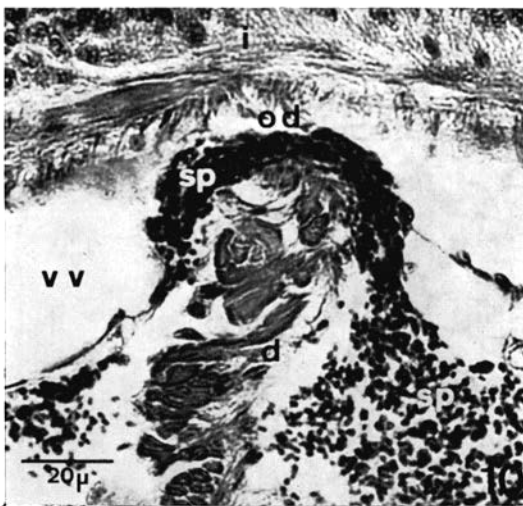
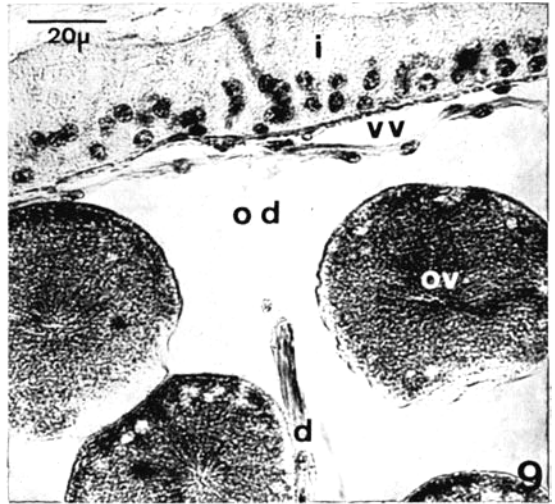
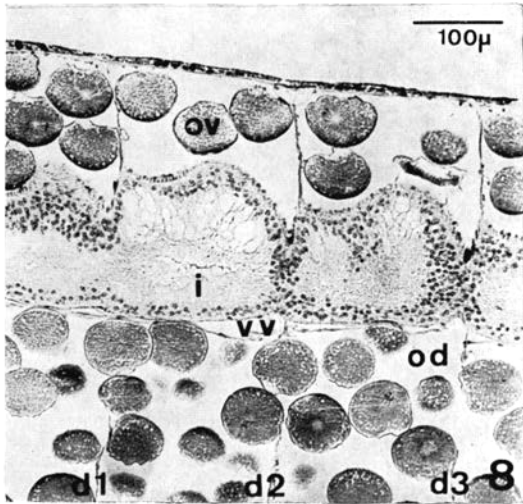
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ALBERT, F., 1886. — Über die Fortpflanzung von *Haplosyllis spongicola* Gr. Mitt. Zool. Stat. Neapel, 7, pp. 1-26.
- GIDHOLM, L., 1963. — The sexual organs in the budding form of *Autolytus* (Syllidae, Polychaeta). Zool. Bidrag. Uppsala, 35, pp. 529-543.
- LANGERHANS, 1879. — Die Wurmfauna von Madeira. I. Zeitsch. f. wiss. Zool., 32, pp. 513-592.
- MALAUQUIN, A., 1893. — Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, anatomie, reproduction, développement. Mém. soc. sc. agr. arts, Lille, 4^e série, 18, pp. 1-477.
- MEYER, N., 1914. — Zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Autolytus hesperidum*. Zool. Anz., 44, pp. 361-369.
- OKADA, YÔ K., 1937. — La stolonisation et les caractères sexuels du stolon chez les Syllidiens Polychètes (Etude sur les Syllidiens III). J. of Zool., Tokyo, 7, pp. 441-490.
- SAINT JOSEPH DE, A., 1886. — Les Annélides Polychètes des côtes de Dinard. I. Famille des Syllidiens Gr. Ann. Sci. Nat. Zool. (7), 1, pp. 134-270.

PLANCHE III

5. Coupe longitudinale sagittale effectuée dans la souche d'un individu mâle, au moment de la migration des spermatozoïdes (sp). La flèche indique le sens de la migration. d₁, d₂, d₃ : dissépiments ; i : intestin ; od : orifice du dissépiment.
6. Passage des spermatozoïdes (sp), entre 2 segments consécutifs. od : orifice du dissépiment ; vv : vaisseau ventral.
7. Coupe longitudinale frontale d'un stolon de *Syllis spongicola*, au moment de la migration. Les spermatozoïdes (sp) n'ont pas encore envahi complètement le stolon. d : dissépiment ; i : intestin ; n : néphridies ; od : ouverture du dissépiment.





J.C. Wissocq

PLANCHE IV

8. Coupe longitudinale sagittale d'un stolon femelle de *S. spongicola* après la migration. d₁, d₂, d₃ : dissépiements ; i : intestin ; ov : ovocytes ; vv : vaisseau ventral.
9. Détail de la zone de passage des ovocytes (ov) bloqués en métaphase de première division de maturation. d : dissépiement ; i : intestin ; od : ouverture du dissépiement ; vv : vaisseau ventral.
10. Coupe longitudinale de segments de la souche après la migration. Des spermatozoïdes (sp) subsistent encore au niveau de l'ouverture du dissépiement (od), très réduite. d : dissépiement ; i : intestin ; vv : vaisseau ventral.
11. Persistance de l'orifice dissépiementaire (od) après migration chez un individu mâle (coupe longitudinale dans la souche). cn : chaîne nerveuse ; d : dissépiement ; i : intestin ; vv : vaisseau ventral.