

## Reproduction asexuée chez *Phoronis psammophila*

C. C. EMIG

Station Marine d'Endoume; Marseille, France

### Abstract

#### *Asexual reproduction in Phoronis psammophila*

Reproduction by transverse fission in *Phoronis psammophila* CORI occurs in the muscular region of the trunk and divides the animal in two. The posterior fragment regenerates an anterior end, as described by EMIG (1972), but completion of the first stages requires longer. The regenerating oesophagus fuses with the epidermis, and the mouth originates by intra-epithelial invagination followed by epidermal invagination. The anterior fragment regenerates an ampulla (posterior end) principally by morphallaxis. Organogenesis concerns only the stomach and stomachal blood-sinus. The regenerating stomach (endodermal) and oesophagus (ectodermal) are obtained by differentiation of the prestomachal cells. Asexual reproduction in *P. psammophila* is a means of rapid numerical increase in the population.

### Introduction

Avant le travail d'HARMER (1917), sur *Phoronis ovalis*, la reproduction asexuée a fait seulement l'objet d'observations à la suite d'expériences de fragmentation, mais sans que l'on ait démontré qu'elle existait bien dans le milieu naturel (SCHULTZ, 1903; SELYS-LONGCHAMPS, 1907). Elle a été invoquée, à titre d'hypothèse, pour expliquer le maintien ou le développement de certaines populations de phoronidiens (CERFONTAINE, 1902; IKEDA, 1902; SELYS-LONGCHAMPS, 1907).

HARMER (1917) a, le premier, mentionné et étudié la reproduction asexuée chez *Phoronis ovalis*. Cette espèce se reproduit par division transverse dans la région postérieure non musculaire (= ampoule) du corps, mais cette division est également possible dans la région musculaire. Ce mode de reproduction, très fréquent, conduit à la formation de « colonies » à partir d'un seul individu. Ces observations ont été confirmées pour *P. ovalis* par BRATTSTRÖM (1943), MARCUS (1949), LÖNÖY (1954). MARCUS (1949) a découvert chez cette espèce une reproduction asexuée par bourgeonnement, qui apparaît du côté ventral ou oral, rarement dans la région musculaire. Le premier mode de reproduction par division transverse est comparable à une architomie et produit des individus de taille réduite chez *P. ovalis*. Le deuxième mode de reproduction asexuée, par bourgeonnement, correspond à une paratomie et engendre des individus plus grands,

alimentés par l'individu-mère pendant leur différenciation (MARCUS, 1949).

GILCHRIST (1919) a observé et décrit chez *Phoronopsis albomaculata* un individu en cours de reproduction asexuée, dont la division transverse se produit dans la région musculaire.

MARSDEN (1957) a sectionné *Phoronis vancouverensis* (synonyme de *Phoronis ijimai*; EMIG, 1971) à 4 niveaux différents du métasome et conclut que la régénération de chaque fragment n'est possible qu'en présence d'une fraction de tissu-péritonéal et reproducteur. Ainsi, lors de la Section 2 (MARSDEN, 1957), pratiquée dans la région musculaire du corps, seul le fragment postérieur régénère, tandis que l'anterieur dégénère.

Jusqu'à présent aucune étude histologique n'a été entreprise sur la reproduction asexuée des phoronidiens et la régénération des parties manquantes de chacun des deux individus ainsi formés. C'est cette étude que nous avons réalisée chez *Phoronis psammophila*; mais nous nous sommes borné à étudier cette reproduction asexuée naturelle. Néanmoins, nous ferons mention de résultats d'études expérimentales par section à différents niveaux du corps, comme l'ont fait MARSDEN (1957) et SELYS-LONGCHAMPS (1907).

### Nomenclature utilisée

Les adjectifs « antérieur » et « distal » seront utilisés pour indiquer l'extrémité lophophorale en opposition avec « postérieur » et « proximal » pour l'ampoule; de même « régénération antérieure » pour celle de l'extrémité antérieure lophophorale et « régénération postérieure » pour celle de l'ampoule; « anal » et « dorsal » pour la région située près de l'anus ou de l'intestin, « ventral » et « oral » pour celle située près de la bouche ou de la branche descendante du tube digestif; « gauche » et « droite » par rapport à l'axe médian anus-bouche.

### Disposition anatomique de l'appareil digestif de *Phoronis psammophila*

Le tube digestif de *Phoronis psammophila* a déjà été étudié de façon détaillée (EMIG, 1967, 1968), mais

il nous paraît opportun de rappeler quelques points importants de son anatomie, afin de faciliter l'étude des stades successifs de la régénération de l'ampoule.

L'ampoule constitue la région postérieure du métasome. Elle est caractérisée par un épiderme dont l'épaisseur est environ moitié de celle de l'épiderme de la région musculaire, et par l'absence d'une musculature longitudinale bien développée (Fig. 1).

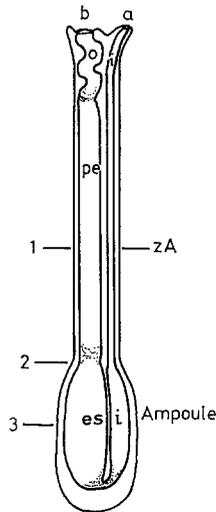


Fig. 1. Schéma simplifié du métasome. 1, 2, 3: le niveau des sections partiquées pour les expériences et correspondant à celles de MARS DEN (1957). La Section 1 correspond également à la zone d'autotomie (ZA) chez *Phoronis psammophila*. a anus; b bouche; es estomac; i intestin; o oesophage; pe pré-estomac

Le tube digestif est formé d'une branche descendante, divisée depuis la bouche en oesophage, pré-estomac et estomac (Fig. 1), et d'une branche ascendante, qui est constituée par l'intestin; ces deux branches sont séparées postérieurement par le pylore (Fig. 1).

L'estomac est subdivisé en deux régions. La première formée de cellules stomacales ciliées décrites par EMIG (1967) constitue la majeure partie de l'organe (Fig. 2a à d). Elle est caractérisée par la présence d'une bande verticale de cellules fortement ciliées (Fig. 2c, d) qui prolonge la gouttière pré-stomacale. Les cellules de cette bande sont identiques à celles de la gouttière (Fig. 6f) et leur hauteur est environ la moitié de celle des cellules stomacales (Fig. 2c, d); elles sont situées au niveau de l'attache du vaisseau sanguin médian avec la paroi de l'estomac (comme dans le pré-estomac; Figs. 2c, 6f). Dans la partie postérieure de cette région de l'estomac, on observe la présence d'une couche de cellules à mucus disposées régulièrement entre les cellules stomacales (Fig. 2a, b). La deuxième région de l'estomac, dépourvue de bande ciliée, est située entre la région

ci-dessus décrite et le pylore (Fig. 2b). Ses cellules, fortement ciliées, très nombreuses, avec un noyau allongé, présentent un aspect proche de celui des cellules de la bande ciliée; leur hauteur est semblable à celle des cellules stomacales de la première région (Fig. 2a, b). A la sortie du pylore, elles sont brusquement remplacées, sans transition, par les cellules intestinales (Fig. 2b).

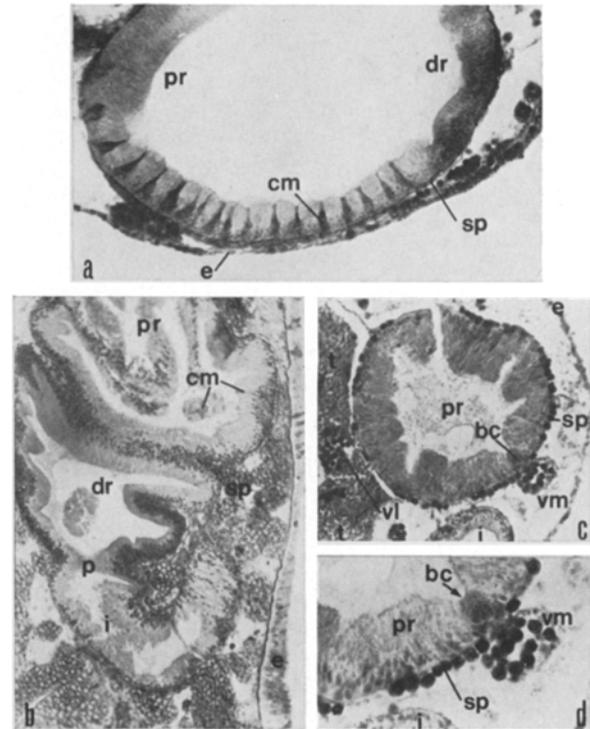


Fig. 2. Estomac normal. (a) Coupe oblique transversale montrant les deux régions de l'estomac et la zone de cellules à mucus (1 mm = 8,3  $\mu$ ); (b) coupe longitudinale de la région proximale de l'estomac au niveau du pylore (1 mm = 9,2  $\mu$ ); (c) coupe transversale dans la première région (1 mm = 9,2  $\mu$ ); (d) détail (de la Fig. c) de la bande ciliée (1 mm = 4,5  $\mu$ ). bc bande ciliée, cm cellule à mucus; dr deuxième région stomacale; e épiderme; i intestin; p pylore; pr première région stomacale; sp sinus sanguin péristomacal; t testicule; vl vaisseau latéral; vm vaisseau médian

#### Zone d'autotomie

Nous avons envisagé la possibilité d'une reproduction asexuée chez *Phoronis psammophila* lors de la découverte de deux individus dans le même tube. Nous avons observé ensuite cette reproduction en aquarium; elle se produit fréquemment chez des animaux immatures, à la suite de leur récolte. Nous avons constaté que si un grand nombre de *Phoronis* autotomisent leur lophophore, d'autres présentent une autotomie dans la région musculaire du corps; dans ce dernier cas, chaque fragment de l'individu initial

régénère ses parties manquantes pour former un nouvel individu (Fig. 1).

Chez *Phoronis psammophila*, la zone d'autotomie est située dans la région musculaire du corps, entre le milieu et le tiers postérieur de cette région (Fig. 1). Cette autotomie s'effectue de la même manière que l'autotomie de la région antérieure (EMIG, sous presse). Elle aboutit à deux fragments, dont le distal possède un lophophore et dont le proximal comporte une ampoule (Fig. 1). Ces fragments devront respectivement régénérer une ampoule et un lophophore. La division transverse dans la région musculaire sectionne le tube digestif, au niveau de l'intestin et du pré-estomac (Fig. 1) ainsi que les deux vaisseaux sanguins longitudinaux, médian et latéral.

Chez *Phoronis ovalis*, la zone d'autotomie est située dans l'ampoule, avec néanmoins une possibilité

Tableau 1. Résultats des expériences de sections transverses à 3 niveaux différents dans le corps de *Phoronis psammophila* (Fig. 1), comparés à ceux mentionnés par MARSDEN (1957) chez *P. ijimai*. R: fragments régénérés en individus normaux; D: fragments ayant dégénérés

| Expériences | <i>Phoronis ijimai</i> |             | <i>Phoronis psammophila</i> |             |
|-------------|------------------------|-------------|-----------------------------|-------------|
|             | Fragments              |             | Fragments                   |             |
|             | Antérieurs             | Postérieurs | Antérieurs                  | Postérieurs |
| 1           | D                      | R           | R                           | R           |
| 2           | D                      | R           | R                           | 50 % R      |
| 3           | R                      | R           | R                           | D           |

de division dans la région musculaire (HARMER, 1917; MARCUS, 1949). D'après les figures de ces auteurs, il nous semble toutefois que la division se produit au niveau du pré-estomac. D'après l'étude expérimentale de MARSDEN (1957), il n'y a reproduction asexuée que si la section est pratiquée dans l'ampoule, chez *P. ijimai*. Chez *Phoronopsis abomaculata* en revanche, GILCHRIST (1919) a observé que la zone d'autotomie est située dans la région musculaire du corps.

Lors de la reproduction asexuée, nous avons constaté, comme HARMER (1917), GILCHRIST (1919), MARSDEN (1957), que le fragment distal, porteur du lophophore, n'autotomise pas ce dernier (sinon très rarement) durant toute la durée de la régénération de son ampoule.

Nous avons sectionné les *Phoronis psammophila* dans la zone correspondant à celle de l'autotomie pour l'étude de la régénération par suite de la reproduction asexuée.

En complément à ce travail, nous avons réalisé expérimentalement des sections à différents niveaux (Fig. 1), d'après celles pratiquées par MARSDEN (1957)

chez *Phoronis ijimai* (Tableau 1). Dans l'Expérience 1, où la section correspond à la zone d'autotomie, les deux fragments ont régénéré leurs parties manquantes et se sont comportés ensuite comme des individus normaux (nos expériences ont duré 2 mois). D'après MARSDEN (1957), seuls les fragments postérieurs régénèrent, les autres disparaissant (Tableau 1). Dans notre Expérience 2, où la section a été faite dans la partie distale de l'ampoule, les fragments antérieurs se sont développés normalement, mais les postérieurs n'ont survécu que pour la moitié (Tableau 1). Enfin, si la section est pratiquée au milieu de l'ampoule, les fragments antérieurs donnent des individus normaux, mais les postérieurs dégèrent tous, à plus ou moins longue échéance (Tableau 1). Les résultats de ces deux dernières séries s'opposent à ceux obtenus par MARSDEN (1957). Néanmoins, nos observations ne sont données qu'à titre indicatif, car cette étude devra être poursuivie par d'autres expériences et appuyée sur une étude histologique que nous entreprendrons ultérieurement.

### Régénération lophophorale

Le fragment postérieur, issu de l'autotomie reproductrice, régénère une nouvelle région antérieure avec un lophophore. Les stades successifs de cette régénération sont identiques à ceux de la régénération antérieure (EMIG, sous presse), mais la durée des premiers stades est nettement plus longue, car le nouvel individu doit régénérer un oesophage (Fig. 3). A partir du Stade 4, c'est-à-dire après l'ouverture du stomodeum, la régénération se déroule de façon identique à la régénération antérieure, en ce qui concerne les stades successifs et leur durée. En conséquence, nous n'étudierons que les trois premiers stades, qui correspondent à la cicatrisation et à la formation du blastème de régénération; pour les stades suivants, nous renvoyons le lecteur au travail précédent (EMIG, sous presse). La chronologie des stades de la régénération lophophorale est portée sur la Fig. 3.

#### *Etude des trois premiers stades de la régénération*

##### Stade 1 (0 à 10 h)

Après la section, comme pour la régénération antérieure (EMIG, sous presse), des contractions musculaires provoquent une réduction maximale de l'ouverture de la plaie. Il en va de même pour les extrémités du tube digestif et des deux vaisseaux longitudinaux. En revanche, le retrait du pré-estomac et de l'intestin par rapport au plan de section est peu important (Fig. 4a).

L'origine et la mise en place du bouchon cicatriciel sont identiques à celles du bouchon de la régénération antérieure, mais on observe un retrait nettement plus important de la musculature de la paroi du corps par

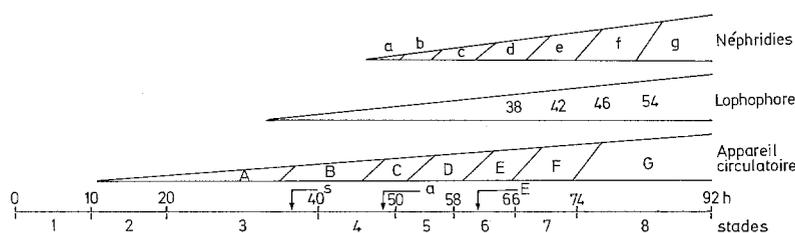


Fig. 3. Chronologie des principaux stades de la régénération lophophorale (d'après EMIG, 1972, adaptée à la reproduction asexuée). Comparaison entre ces stades et ceux de la régénération de l'appareil circulatoire, des néphridies, du lophophore. Les flèches indiquent l'ouverture du stomodeum (s), de l'anus (a) et le début de la régénération de l'épistome (E)

rapport aux bords de la plaie. Ce retrait augmente ainsi la place disponible pour l'appui des cellules mésodermiques sur la face interne de la membrane basale épidermique (Fig. 4a). Au niveau des deux extrémités du tube digestif, les cellules péritonéales, après avoir fermé la plaie de ces extrémités, forment un manchon qui s'étend jusque dans le bouchon cicatriciel (Fig. 4a). Des cellules épidermiques anciennes des bords de la plaie recouvrent progressivement le bouchon cicatriciel (Fig. 4a) et restitue un épiderme.

#### Stade 2 (10 à 20 h)

La circulation sanguine est rétablie entre le vaisseau médian et latéral au début de ce stade (Fig. 4h).

Si la musculature longitudinale subit une modification importante, la mise en place des cellules mésodermiques dans les zones où se forment les ébauches lophophorales ne se produira qu'au cours du stade suivant. La musculature longitudinale présente dans la zone d'autotomie de longs faisceaux musculaires, qui disparaissent progressivement au cours de ce stade pour n'être plus représentés que par la base de ces faisceaux contre la paroi du corps. Cette modification se produit en direction postérieure, sur une distance plus ou moins importante (Fig. 4h, i); elle se traduit ultérieurement par un accroissement de la longueur des faisceaux musculaires, vers l'arrière à partir du diaphragme comme chez un individu normal.

Probablement par suite de la contraction de la musculature longitudinale, on observe fréquemment que la plaie, puis le bouchon cicatriciel, ne sont pas situés en position antéro-médiane, mais déplacés latéralement. Cette disposition peut s'expliquer chez *Phoronis psammophila* par le développement plus important des faisceaux musculaires longitudinaux gauche, où la contraction est donc plus importante, entraînant une dissymétrie de la position de la plaie. C'est au cours du Stade 3 que l'épiderme cicatriciel prendra une situation médiane et antérieure.

#### Stade 3 (20 à 40 h)

Le déroulement de ce stade est semblable au Stade 3 de la régénération antérieure (l'ébauche et l'ouverture

du stomodeum seront étudiées dans le paragraphe suivant). En revanche, ce stade est nettement plus long, comme les précédents (Fig. 3), à cause de la mise en place des cellules oesophagiennes par morphallaxis du pré-estomac.

Au cours de ce stade, des cellules mésodermiques se mettent en place dans les zones correspondant à la formation des ébauches lophophorales, qui apparaîtront à la fin de ce stade (Fig. 4g, h, i).

#### Régénération de l'oesophage

Dès la formation du manchon péritonéal reliant l'extrémité du pré-estomac au bouchon cicatriciel, les cellules pré-stomacales, à l'exception de celles de la gouttière, se prolongent par étalement des cellules anciennes le long de ce manchon vers l'épiderme cicatriciel (Fig. 4e). On observe simultanément un accroissement de la taille du noyau (qui devient ovoïde) et de la hauteur des cellules. C'est le premier stade de la « métaplasie » des cellules pré-stomacales endodermiques en cellules oesophagiennes normalement ectodermiques. Cette transformation se prolonge ensuite en direction postérieure; elle se traduit par une augmentation de la hauteur des cellules pré-stomacales (Fig. 4i) et du volume des noyaux (de  $5\mu$  de long et  $2\mu$  de large contre  $3\mu$  sur  $1$  à  $2\mu$  pour les cellules pré-stomacales anciennes). Les cellules de la gouttière ne se différencient que progressivement et lentement depuis les bords de cette gouttière vers le centre. Parallèlement, la partie antérieure du pré-estomac prend la forme d'un cylindre de faible diamètre (Fig. 4i).

A la fin du Stade 2, les cellules oesophagiennes différenciées se mettent en contact avec l'épiderme cicatriciel, à la limite du bouchon cicatriciel (Fig. 4f, i), ce dernier ne subsistant plus que dans la région médiane. L'épiderme cicatriciel présente d'abord une invagination intraépidermique, puis une invagination épidermique. L'ouverture du stomodeum, au cours du Stade 3, résulte du contact direct entre les cellules oesophagiennes et les cellules épidermiques (Fig. 4g); elle est accompagnée par une courte invagination de ces dernières, qui forment ainsi l'épithélium buccal

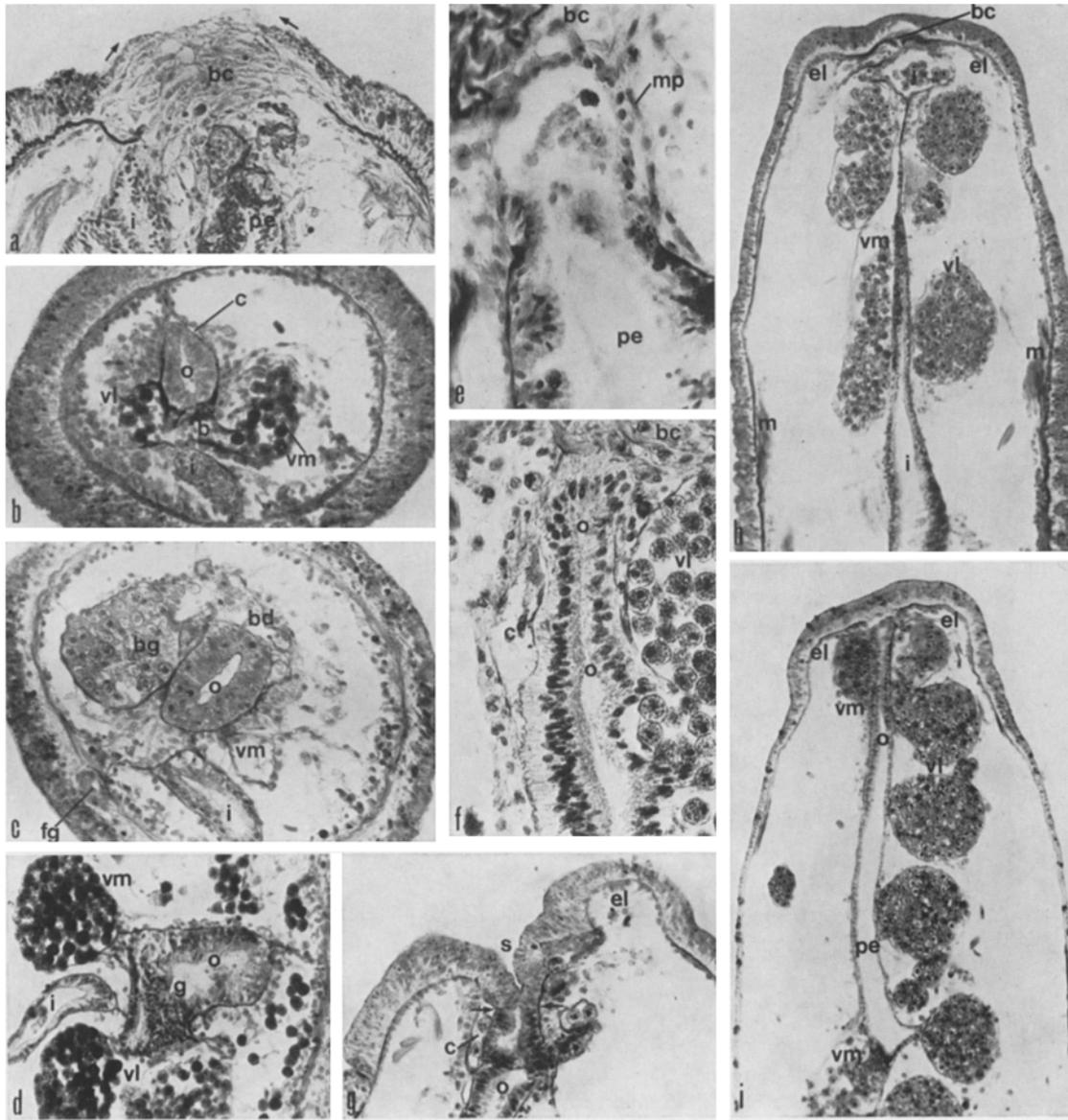


Fig. 4. Régénération antérieure. (a) Coupe longitudinale dans le bouchon cicatriciel, Stade 1 (1 mm = 4  $\mu$ ); (b) coupe transversale au niveau de la barre en *T* (Stade 3). On observe la formation du capillaire sanguin péri-oesophagien (= branche droite du vaisseau latéral) (1 mm = 4  $\mu$ ); (c) coupe transversale au niveau de la jonction des deux branches du vaisseau latéral. Les cellules à mucus sont présentes dans l'oesophage (1 mm = 4  $\mu$ ); (d) coupe transversale dans le passage oesophage-pré-estomac (1 mm = 4,5  $\mu$ ); (e) coupe longitudinale dans le pré-estomac (Stade 2): étalement des cellules pré-stomacales dans le manchon péritonéal vers le bouchon cicatriciel (1 mm = 2,3  $\mu$ ); (f) régénération de l'oesophage par « métaplasie » des cellules pré-stomacales (début du Stade 3), coupe longitudinale (1 mm = 2,5  $\mu$ ); (g) coupe longitudinale au Stade 3 après l'ouverture du stomodeum, les flèches marquent la séparation entre l'épiderme et l'oesophage régénéré (1 mm = 4,5  $\mu$ ); (h) et (i) coupes longitudinales au Stade 3: au niveau de la jonction des vaisseaux latéral et médian et au niveau du contact de l'oesophage avec l'épiderme. On observe encore la présence de cellules du bouchon cicatriciel dans la partie médiane. Les ébauches lophophorales apparaissent (1 mm = 6,7  $\mu$ ). *b* barre vasculaire en *T*; *bc* bouchon cicatriciel; *bd* branche droite du vaisseau latéral; *bg* branche gauche; *c* capillaire (= branche droite du vaisseau latéral); *el* ébauche lophophorale; *fg* fibre nerveuse géante; *g* gouttière préstomacale; *i* intestin; *j* jonction des deux vaisseaux; *mp* manchon péritonéal; *o* oesophage; *pe* pré-estomac; *s* stomodeum; *vl* vaisseau latéral; *vm* vaisseau médian

(Fig. 4g); la limite de raccordement n'est bientôt plus décelable. La formation du stomodeum diffère donc de celle qui peut être observée lors de la régénération antérieure (EMIG, sous presse) par la présence d'une invagination épidermique. L'épiderme cicatriciel participe à la régénération de l'extrémité antérieure de l'oesophage, comme l'a mentionné SCHULTZ (1903). Nous rappellerons que, pour cet auteur, la totalité de l'oesophage est formée par l'invagination de l'épiderme qui vient se mettre en contact avec l'extrémité antérieure du pré-estomac, ce qui ne correspond pas à nos observations.

Les cellules oesophagiennes sont le siège de nombreuses mitoses et prennent progressivement l'aspect de cellules oesophagiennes normales. Le pré-estomac s'est différencié en oesophage sur une longueur qui correspond approximativement à celle de l'oesophage d'un individu normal. Les cellules de la gouttière pré-stomacale ne se distinguent plus des autres cellules oesophagiennes (Fig. 4b, c). Le diamètre de l'oesophage s'accroît progressivement, en même temps que le nombre de cellules de la paroi (Fig. 4c); ces dernières se signalent à l'attention par une augmentation de leur hauteur; leur noyau s'allonge et se loge dans la partie basale de la cellule.

Des cellules à mucus apparaissent ensuite dans cet épithélium (Fig. 4c), semblables aux cellules à mucopolysaccharides de l'épiderme (coloration bleue à l'Azan d'après Heidenhain). Le passage oesophage-pré-estomac (Fig. 4d) montre la juxtaposition des cellules des deux épithéliums.

L'oesophage, d'origine ectodermique, est régénéré par «métaplasie» cellulaire du pré-estomac endodermique. Un tel phénomène de métaplasie a déjà été décrit chez une polychète par BOILLY (1967) qui pense que l'épithélium pharyngien ectodermique peut se transformer en épithélium digestif endodermique.

#### Régénération de la région postérieure

La régénération de l'ampoule peut être divisée en 5 stades successifs, qui concernent principalement la régénération de l'estomac et du sinus péri-stomacal.

##### *Stade 1 (0 à 6 h)*

Après la section, les musculatures longitudinale et circulaire de la paroi du corps se contractent, réduisant l'ouverture de la plaie au maximum. Contrairement à ce que l'on observe lors de la régénération antérieure, ces musculatures restent en place sans qu'il y ait un retrait appréciable des bords de la plaie (Fig. 5a, b). De même, les contractions de la musculature des extrémités du tube digestif et des vaisseaux sanguins ne font qu'assurer la fermeture de la plaie, sans qu'aucune de ces extrémités soit amenée en retrait par rapport au plan de section (Fig. 5a, b).

La formation d'un bouchon cicatriciel est identique à celle que nous avons observée dans les régénéra-

tions précédentes, ainsi que la mise en place de l'épiderme cicatriciel (Fig. 5a, b). Un bouchon apparaît également autour des deux extrémités du tube digestif (intestin et pré-estomac); il se confond rapidement avec le bouchon cicatriciel (Fig. 5a, b) et on n'observe donc pas de manchon péritonéal. La musculature de la paroi du corps ne subit pas de modification apparente.

##### *Stade 2 (6 à 12 h)*

L'épiderme ancien a recouvert le bouchon cicatriciel par étalement des cellules épidermiques anciennes proches des bords de la plaie, mais on n'observe pas, comme pour la régénération antérieure, un épaissement des cellules de l'épiderme cicatriciel (Fig. 5c). Le bouchon cicatriciel régresse rapidement en formant, à son contact avec l'épiderme, une membrane basale, tapissée de cellules mésodermiques sur sa face interne (Fig. 5c). A la fin de ce stade, il ne subsiste plus que dans sa partie centrale, au niveau de l'insertion du mésentère médian (Fig. 5c, d).

Les deux extrémités des vaisseaux sanguins médian et latéral s'anastomosent, rétablissant la circulation sanguine, du second vers le premier. Ces deux vaisseaux s'élargissent ensuite dans leur partie postérieure, de chaque côté de la jonction.

A l'extrémité du pré-estomac et de l'intestin, les cellules anciennes se prolongent au niveau de l'insertion du mésentère médian, en prenant appui sur le bouchon cicatriciel (Fig. 5c); pré-estomac et intestin vont ainsi à la rencontre l'un de l'autre sous la jonction des deux vaisseaux sanguins (Fig. 5d).

Tous les mésentères sont régénérés au cours de ce stade.

##### *Stade 3 (12 à 40 h)*

Pendant que les extrémités du tube digestif se rapprochent, les cellules pré-stomacales deviennent plus hautes et leur noyau plus volumineux dans la région proximale (Fig. 5c). Néanmoins, cette modification n'affecte pas les cellules de la gouttière pré-stomacale. La section du pré-estomac diminue et s'arrondit progressivement. Les mitoses apparaissent dans cette zone. Par un processus semblable à celui qui met les cellules oesophagiennes en place dans la régénération lophophorale, les cellules pré-stomacales se différencient en cellules stomacales. De nombreuses cellules péritonéales se disposent autour du pré-estomac dans la région postérieure.

A la fin de ce stade, les deux extrémités du tube digestif arrivent au contact l'une de l'autre sous la jonction des deux vaisseaux et s'appuient sur la membrane basale de l'épiderme cicatriciel (Fig. 5d). La région postérieure de l'intestin s'élargit. Les cellules stomacales sont différenciées depuis la région postérieure jusqu'au niveau de la jonction des vaisseaux; les cellules de la gouttière pré-stomacale sont absentes dans cette région, car cette dernière correspond à la

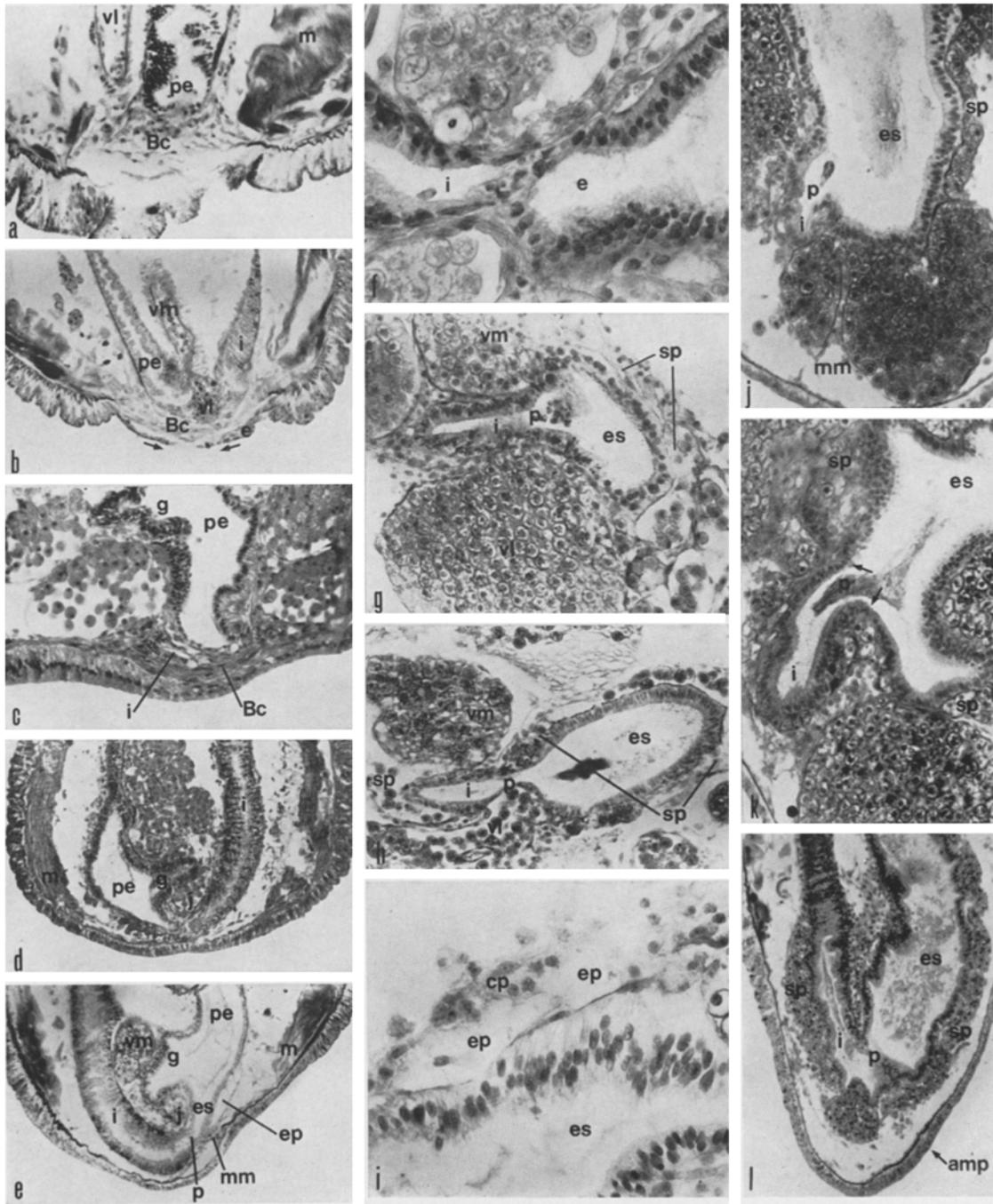


Fig. 5. Régénération postérieure. (a) Mise en place du bouchon cicatriciel, au Stade 1 (1 mm = 4  $\mu$ ); (b) étalement de l'épiderme ancien (flèches) sur le bouchon cicatriciel au Stade 2 et communication entre les vaisseaux latéral et médian (1 mm = 8  $\mu$ ); (c) et (d) les deux extrémités du tube digestif entrent en contact sous la jonction des deux vaisseaux, Stade 3 (1 mm = 4  $\mu$  pour c; 1 mm = 8,5  $\mu$  pour d); de (a) à (e): coupes longitudinales; (e) ouverture du pylore; régression de la musculature de l'extrémité postérieure, au Stade 4 (1 mm = 9  $\mu$ ); (f) juxtaposition des épithéliums intestinal et stomacal, Stade 3 (1 mm = 2  $\mu$ ); (g) coupe transversale au niveau du pylore (Stade 4): apparition du sinus péristomacal par mise en communication des vaisseaux médian et latéral (1 mm = 3,5  $\mu$ ); (h) coupe transversale au niveau du pylore lors du Stade 5; le sinus péristomacal entoure également l'intestin (1 mm = 4,7  $\mu$ ); (i) formation de l'espace péristomacal, Stade 4 (1 mm = 2  $\mu$ ); coupes longitudinales au niveau du pylore: (j) mise en place du sinus péristomacal et élargissement des vaisseaux (1 mm = 4  $\mu$ ); (k) disparition de la membrane basale stomacale au niveau du sinus, les flèches indiquent la juxtaposition de l'épithélium de l'estomac et de celui de l'intestin (1 mm = 4  $\mu$ ); (l) la musculature de la paroi du corps a été rejetée; l'intestin est élargi après le pylore et entouré par le sinus péristomacal (1 mm = 9  $\mu$ ). Abréviations voir Fig. 6

zone d'étalement des cellules pré-stomacales anciennes, qui ne sont pas issues de la gouttière (Fig. 5c, d). Cette gouttière n'apparaît qu'au niveau de la jonction des vaisseaux (Fig. 5c, d). La différenciation des cellules pré-stomacales se poursuit vers l'avant. Dans un plan transversal, cette différenciation débute près de l'insertion du vaisseau latéral sur le pré-estomac et se continue vers la gouttière, dans laquelle on observe la même transformation des cellules pré-stomacales en cellules stomacales. Les cellules des bords latéraux manifestent les premières cette différenciation, qui aboutit ainsi à une réduction progressive de la largeur de la gouttière. Les cellules stomacales nouvellement formées présentent un rapport nucléocytoplasmique élevé (Fig. 5f).

#### Stade 4 (40 à 50 h)

Une ouverture se perce au niveau de la juxtaposition des cellules intestinales et stomacales (Fig. 5f), qui remet les deux branches du tube digestif en communication et correspond au pylore (Fig. 5e). Cette partie du tube digestif est encore accolée à la paroi du corps.

La partie régénérée de l'estomac se présente sous la forme d'un tube cylindrique étroit, avec une lumière faiblement étoilée (Figs. 5g, 6a); sa longueur atteint 500  $\mu$ . Les mitoses sont nombreuses dans sa partie postérieure, dépourvue de cellules de la gouttière pré-stomacale. Cette dernière n'apparaît qu'au niveau de la jonction des deux vaisseaux, où sa largeur correspond sur une courte distance à celle de la gouttière ancienne (Fig. 6a); vers l'avant, sa largeur est réduite (Fig. 5b, c); jusqu'au pré-estomac ancien, qui apparaît d'abord par l'élargissement de cette gouttière, ensuite par celui du tube digestif; mais à ce niveau les cellules pré-stomacales poursuivent leur différenciation en direction distale (Fig. 6f).

Dans l'intestin, les cellules qui ont fait la jonction entre l'intestin ancien et l'estomac s'épaississent et ne peuvent plus être distinguées des cellules intestinales anciennes (Fig. 5e, f). La région postérieure de l'intestin s'élargit progressivement (Figs. 5e, 6a).

La membrane basale de l'épithélium stomacal en relation avec le tissu péritonéal juxtaposé devient lacunaire et ses travées montrent de nombreux points d'adhérence (Fig. 5f, g, i). Cette modification amorcée au stade précédent se poursuit rapidement vers l'avant parallèlement à la différenciation des cellules pré-stomacales et au même niveau (Fig. 6e, f, g). La formation de l'espace péristomacal semble liée à la présence de nombreuses cellules péritonéales, mises en place lors du stade précédent, contre la membrane basale de l'estomac. Ces cellules se séparent ensuite de cette basale et forment une nouvelle membrane (Figs. 5g, i; 6e, g); l'espace ainsi déterminé n'est occupé que par de rares cellules accolées à la membrane (Fig. 5i). Le vaisseau latéral s'ouvre dans cet espace péristomacal, au niveau de la jonction des deux

vaisseaux, et se met ainsi ventralement en communication avec le vaisseau médian (Fig. 5g); c'est le premier stade de la régénération du sinus péristomacal.

L'épiderme cicatriciel présente des mitoses; sa hauteur est environ égale à la moitié de celle de l'épiderme ancien (Fig. 5e). Le bouchon cicatriciel a disparu. La musculature longitudinale de la paroi du corps est progressivement rejetée dans les cavités coelomiques et remplacée par des cellules mésodermiques (Fig. 5e); à ce niveau l'épiderme ancien présente une diminution de la hauteur de ses cellules. Dans la région plus distale, la musculature n'est plus rejetée, mais seulement une partie des faisceaux musculaires, leur partie basale subsiste (Fig. 6f, g). Ces modifications sont la première manifestation de la formation de l'ampoule.

#### Stade 5 (50 à 72 h)

La formation de l'ampoule, amorcée au cours du stade précédent, se présente sous la forme d'un renflement de la région postérieure. L'épiderme cicatriciel forme la partie postéro-médiane, tandis que les parties latérales proviennent de l'épiderme ancien aminci (Fig. 5l). La musculature longitudinale et partiellement la musculature circulaire ont été rejetées au niveau de l'ampoule (Fig. 5l). La paroi du corps, accolée jusqu'à présent à la partie postérieure du tube digestif, s'en détache progressivement en entraînant les mésentères principaux (Fig. 5e, j, k, l). Les mésentères latéraux disparaissent de l'ampoule jusqu'au niveau de la musculature de la paroi du corps (Fig. 6e, f, g). La *Phoronis psammophila*, une fois pourvue de son ampoule néoformée, peut percer son tube et pénétrer dans le sédiment avant de reformer un nouveau tube. Cependant les processus morphogénétiques ne sont pas encore terminés.

#### Estomac

Les cellules stomacales s'allongent en hauteur et d'autre part se multiplient par mitose; leur noyau prend une forme allongée et se place à la base des cellules (Figs. 5g, h; 6b). L'estomac acquiert un diamètre plus important; sa longueur est de l'ordre de 1 mm. La région postérieure de l'estomac est caractérisée par l'absence de cellules de la gouttière. Cette gouttière apparaît au-dessus de la jonction des vaisseaux sanguins (Fig. 6c, d) et tend à prendre la forme d'une bande ciliée (comme décrit dans l'estomac d'un individu normal); en avant de la gouttière élargie, on observe l'apparition d'une couche horizontale de cellules à mucus. A l'exception des cellules de la bande ciliée, les cellules stomacales tendent à présenter un aspect analogue à celui de l'estomac normal. Le passage estomac-pré-estomac se fait progressive-

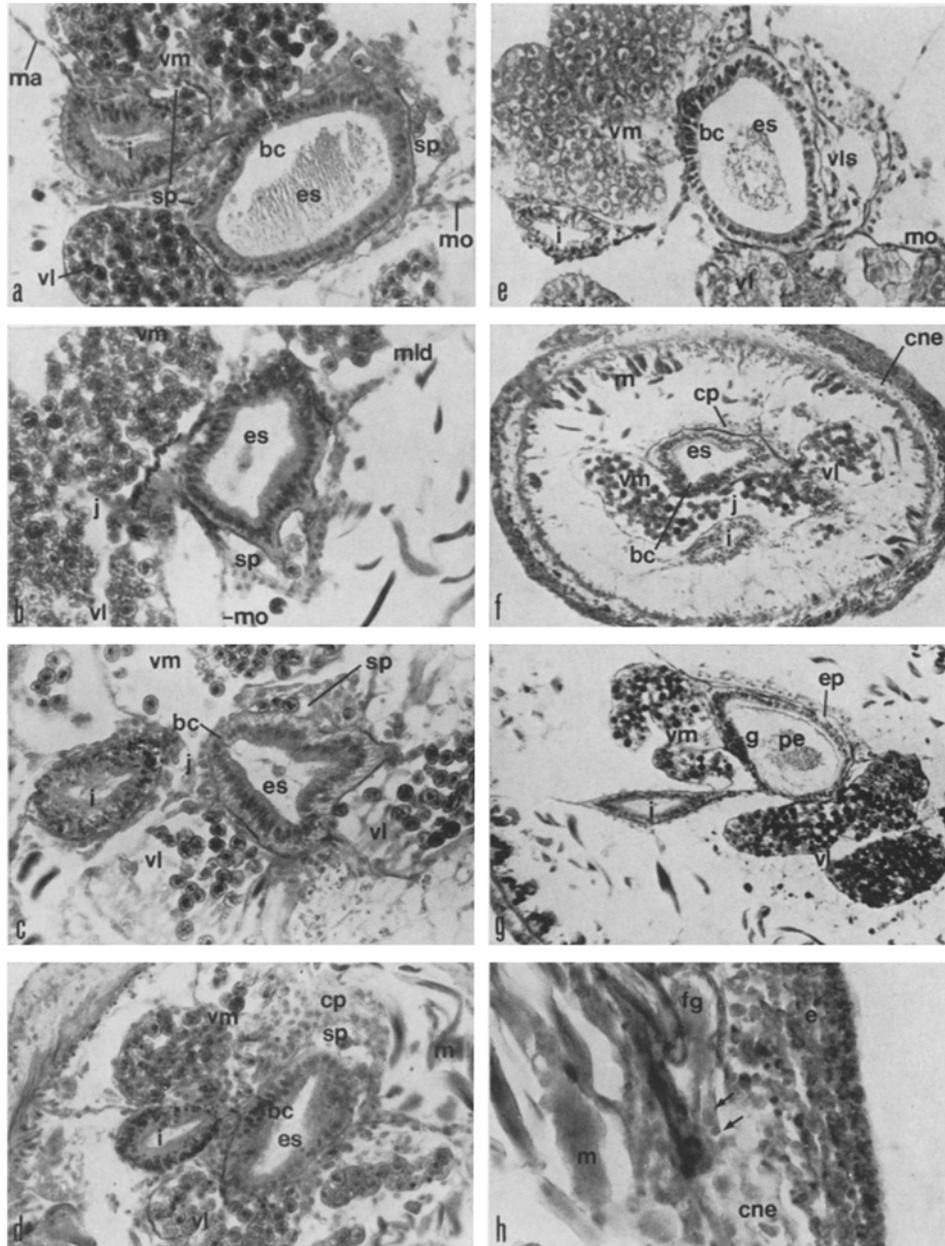


Fig. 6. Régénération postérieure (coupes transversales): (a) Coupe au Stade 5 au-dessus de la jonction des deux vaisseaux: présence du sinus péristomacal autour de l'estomac (avec la bande ciliée) et formation de ce sinus autour de l'intestin (1 mm = 4  $\mu$ ); (b) au niveau de la jonction des deux vaisseaux (Stade 4), passage du sang dans l'espace péristomacal (1 mm = 3,9  $\mu$ ); (c) coupe au niveau de la jonction au Stade 4: apparition de la bande ciliée (1 mm = 3,9  $\mu$ ); (d) coupe passant nettement au-dessus de la jonction (Stade 4); les muscles sont rejetés dans la cavité coelomique (1 mm = 4  $\mu$ ); (e) coupe passant nettement au-dessus de la jonction (Stade 5): présence du vaisseau latéral secondaire (1 mm = 4,2  $\mu$ ); (f) coupe au niveau de la jonction (Stade 4): nombreuses cellules péritonéales contre la membrane basale de l'estomac (1 mm = 7  $\mu$ ); (g) coupe au niveau de la différenciation des cellules pré-stomacales au Stade 5 avec formation de l'espace péristomacal (1 mm = 7  $\mu$ ); (h) régénération de la fibre nerveuse géante (les flèches signalent les cellules nerveuses qui se mettent en contact avec l'extrémité de la fibre), 1 mm = 2,1  $\mu$ . *amp* ampoule; *bc* bande ciliée; *Bc* bouchon cicatriciel; *cne* couche nerveuse épithéliale; *cp* cellule péritonéale; *e* épiderme; *ep* espace péristomacal; *es* estomac; *fg* fibre nerveuse géante; *g* gouttière pré-stomacale; *i* intestin; *j* jonction des vaisseaux latéral et médian; *m* muscle, *ma* mésentère anal; *mld* mésentère latéral droit; *mm* mésentère médian; *mo* mésentère oral; *p* pylore; *pe* pré-estomac; *sp* sinus sanguin péristomacal; *vl* vaisseau latéral, *vls* vaisseau latéral secondaire; *vm* vaisseau médian

ment par l'élargissement de la gouttière, puis du tube. Dans la région postérieure du pré-estomac, on constate encore une lente différenciation cellulaire. Au niveau du pylore les épithéliums de l'estomac et de l'intestin sont juxtaposés (Fig. 5h, g, k, l) et les cellules mésodermiques accolées à la membrane basale se différencient en cellules musculaires.

La section de l'intestin s'élargit dans la partie englobée par le sinus péristomacal (Figs. 5i; 6a).

#### Sinus sanguin péristomacal

Le sinus péristomacal régénère d'abord par la communication entre le vaisseau latéral et médian, ventralement par rapport à l'estomac (Fig. 5g), en utilisant l'espace péristomacal mis en place au cours du stade précédent. Nous avons d'ailleurs constaté que le sinus sanguin est toujours précédé par cet espace (qui prend le nom de sinus lors du passage du sang). Le sinus entoure ensuite dorsalement l'intestin par communication du vaisseau médian avec le vaisseau latéral (Figs. 5g, h, k; 6a). Ces deux vaisseaux sont ainsi largement en communication. Ventralement, dans le coelome oral droit, le sinus se forme vers l'avant par l'apparition d'un vaisseau latéral secondaire. Ce dernier est issu de la jonction ventrale entre les vaisseaux latéral et médian et se prolonge dans l'espace compris entre les deux membranes formées au stade précédent (Fig. 6a, b, c). Ultérieurement, le vaisseau latéral secondaire traverse de mésentère oral, puis le mésentère latéral droit en s'anastomosant avec le vaisseau médian et le vaisseau latéral. Issu de la jonction des deux vaisseaux, le sinus se prolonge vers le pré-estomac, sur le côté dorsal de l'estomac (Fig. 6d, e, f, g); mais, lors de la formation dorsale du sinus, les deux vaisseaux sont toujours en communication. Au niveau de ce sinus, on constate que la membrane basale de l'estomac s'amincit et finalement ne peut plus être distinguée sur des coupes histologiques (Fig. 5k). L'épithélium stomacal est, en définitive, complètement entouré par le sinus, qui met les vaisseaux en communication sur toute sa longueur (Fig. 6a, c, d). Des caecums sanguins apparaissent non seulement sur le vaisseau latéral, mais également sur le vaisseau latéral secondaire, ce qui en justifie la dénomination, car le vaisseau médian ne présente jamais ces caecums.

Lors de la formation du sinus, les deux vaisseaux se prolongent dans l'ampoule (Fig. 5j, k, l); le vaisseau latéral y envoie également des caecums sanguins. Le sinus se développe aussi autour de l'intestin, qu'il entoure sur une distance plus ou moins importante (Figs. 5h, j, k, l; 6a); il est interrompu au niveau du pylore.

La facilité de la circulation du sang d'un vaisseau à l'autre par le sinus péristomacal entraîne une réduction de la jonction initiale, qui se confond rapidement avec le sinus.

#### Fibre nerveuse géante

La fibre nerveuse géante, sectionnée au niveau de la plaie, se cicatrise rapidement et des cellules nerveuses, apparues lors de la formation de la couche nerveuse épithéliale de l'épiderme cicatriciel, s'appuient contre l'extrémité de la fibre (Fig. 6h). Cette fibre, contrairement à ce qui se produit lors des régénérations antérieures, se maintient près du bord de la plaie. Elle se prolonge ensuite par des fibres nerveuses dans l'épiderme cicatriciel, en particulier le long de l'insertion du mésentère latéral et jusque dans la partie centrale de cet épiderme.

A la fin de ce Stade 5, la régénération proprement dite de l'ampoule est terminée, mais cette région postérieure poursuit encore son développement ultérieurement. Dans l'estomac également, les différentes couches cellulaires se formeront progressivement.

#### Discussion et conclusion

Chez *Phoronis psammophila*, l'autotomie reproductrice se produit dans la région musculaire du métasome et conduit à l'obtention de deux nouveaux individus, dont chacun régénère les parties manquantes, comme chez *Phoronopsis albomaculata* (GILCHRIST, 1919). Chez *Phoronis ovalis* et *Phoronis ijimai*, au contraire, la zone de division est située dans l'ampoule d'après HARMER (1917), BRATTSTRÖM (1943), MARCUS (1949), MARSDEN (1957).

La régénération du lophophore chez l'individu proximal se poursuit selon des modalités semblables à celles de la régénération de la région antérieure (EMIG, sous presse), mais les durées des premiers stades sont plus longues. Cette régénération est caractérisée par la formation d'une invagination épidermique, précédée par une invagination intra-épidermique, lors de l'ouverture du stomodeum; seule la deuxième invagination se produit au cours de la formation du stomodeum dans la régénération antérieure (EMIG, sous presse). L'épiderme invaginé forme uniquement la région bucco-pharyngienne, tandis que l'oesophage est régénéré par la « métaplasie » des cellules du pré-estomac. D'après SCHULTZ (1903), c'est l'invagination épidermique qui vient au contact du pré-estomac et régénère seule l'oesophage, chez *Phoronis muelleri*. Néanmoins, nous sommes d'accord avec SCHULTZ (1903) quand il remarque que cette invagination ne se produit qu'en l'absence de tissu oesophagien.

La régénération de l'ampoule chez l'individu distal s'effectue rapidement, principalement par morphallaxie. L'organogénèse ne concerne que l'estomac et le sinus péristomacal. Au bout de 2 à 3 jours, l'ampoule est redevenue fonctionnelle.

La régénération de l'oesophage, ectodermique, et de l'estomac, endodermique, est obtenue par différenciation des cellules du pré-estomac, selon un processus semblable dans les deux cas. Mais, alors que la gouttière pré-stomacale subsiste dans la majeure partie de

l'estomac sous forme d'une mince bande ciliée, elle est totalement absente dans l'oesophage. SCHULTZ (1903) a déjà signalé que l'estomac était issu du pré-estomac, mais sans en préciser la formation.

HARMER (1917) estime que le tissu adipeux contenu dans l'ampoule de *Phoronis ovalis* sert de matériel de réserve lors de la reproduction asexuée, jusqu'à la régénération du stomodeum, mais pense que, si sa présence n'est pas indispensable, ce tissu favorise la division transverse. D'après MARSDEN (1957), l'autotomie reproductrice de *P. ijimai* ne peut se faire que si un tissu reproducteur et vaso-péritonéal de réserve est présent dans les deux fragments. De ce fait, seuls les fragments obtenus par section dans l'ampoule régénèrent deux nouveaux individus. Or, chez *P. psammophila*, ce tissu est présent dans la zone d'autotomie et dans chaque individu, bien que la division se produise dans la région musculaire.

Chez *Phoronis psammophila*, la reproduction asexuée est un moyen rapide de multiplication dans un biotope donné. Elle est fréquente chez les animaux immatures, mais très rare chez les individus arrivés à maturité sexuelle. La division se produit dans le tube et les deux fragments régénèrent chacun un nouvel individu. Dès que l'ampoule de l'individu distal est fonctionnelle, celui-ci quitte le tube, en le perforant et forme son propre tube à proximité de l'ancien (qui reste occupé par l'individu proximal). Les deux tubes sont indépendants l'un de l'autre chez *P. psammophila*. D'après HARMER (1917) et BRATTSTRÖM (1943), la reproduction asexuée n'est pas seulement un moyen de multiplication pour *P. ovalis*. Chez cette espèce, perforante, à partir d'un seul individu provenant de la métamorphose larvaire, se forme une « colonie », dont les individus sont libres mais dont les tubes sont reliés les uns aux autres. La reproduction asexuée est également, d'après ces deux auteurs, un moyen de résistance à des conditions défavorables, sous forme de fragments d'individus. Ceci se produit pendant l'été, d'après BRATTSTRÖM (1943). Chez *Phoronis hippocrepia*, un phénomène semblable a été observé pendant la saison estivale par CERFONTAINE (1902); SELYS-LONGCHAMPS (1907) estime que chez cette espèce l'autotomie reproductrice est permanente toute l'année, et tout particulièrement en hiver, ce qui correspond aux observations que nous avons faites chez *Phoronis psammophila*.

En conclusion, l'autotomie par division transverse du métasome est bien un moyen de reproduction asexuée qui permet une multiplication rapide du nombre d'individus. En revanche, avant d'assurer que cette reproduction représente une forme de résistance en fragments d'individus, il conviendrait d'en faire une étude spéciale. Comme le souligne SELYS-LONGCHAMPS (1907), il n'est pas certain que dans ce cas cette division soit reproductrice. Chez *Phoronis psammophila*, nous avons pu observer certains animaux que présentent des autotomies successives, depuis la région dista-

le et vers l'ampoule, jusqu'au niveau de la zone d'autotomie reproductrice. Les fragments issus de ces autotomies dégèrent, tandis que la partie proximale se maintient pendant une durée plus ou moins longue avant de régénérer un lophophore; les causes de ce phénomène sont inconnues, mais elles sont probablement liées à un certain état physiologique de la *Phoronis*, aggravé par de mauvaises conditions de milieu.

D'après SILÉN (1955), la région antérieure de *Phoronis ovalis* est capable de régénérer un nouvel individu après autotomie. Ce cas est unique chez les phoronidiens (EMIG, sous presse) et cette espèce possède ainsi deux zones d'autotomie reproductrice. *P. ovalis* montre également une reproduction asexuée par bourgeonnement (MARCUS, 1949), qui n'a été jusqu'à présent observée que chez cette espèce.

Dans ce travail, nous nous sommes volontairement limité à l'étude de la régénération des individus issu de l'autotomie reproductrice. Nous entreprendrons ultérieurement l'étude de fragments d'animaux obtenus par sections à divers niveaux du métasome, afin de pouvoir déterminer le pouvoir de régénération et de différenciation des différents épithéliums. La différenciation des cellules du pré-estomac est actuellement à l'étude par microscopie électronique.

### Résumé

1. La reproduction asexuée se traduit chez *Phoronis psammophila* COBI par une autotomie (par division transverse) dans la région musculaire du métasome, avec l'obtention de deux fragments. Le fragment proximal régénère un lophophore et le distal une ampoule.

2. L'individu proximal régénère une région antérieure selon des modalités semblables à celles de la régénération antérieure décrites par EMIG (1972), mais les durées des premiers stades sont plus longues. Il faut remarquer que l'ouverture du stomodeum après une invagination intraépithéliale est suivie par une invagination épidermique.

3. L'individu distal régénère une ampoule, fonctionnelle au bout de 2 à 3 jours. La régénération s'effectue principalement par morphallaxie. L'organogénèse ne concerne que l'estomac et le sinus sanguin péristomacal.

4. La régénération de l'oesophage, ectodermique, (individu proximal) et celle de l'estomac, endodermique (individu distal), est obtenue par différenciation des cellules du pré-estomac. La gouttière pré-stomacale subsiste dans la majeure partie de l'estomac sous forme d'une bande ciliée, mais elle est absente dans l'oesophage néo-formé.

5. La reproduction asexuée chez *P. psammophila* est un moyen de multiplication rapide du nombre d'individus.

## Littérature citée

- BOILLY, B.: Sur la régénération d'un intestin dans la zone pharyngienne chez *Syllis amica* QUATREFAGES. Cah. Biol. mar. **8**, 221—231 (1967).
- BRATTSTRÖM, H.: *Phoronis ovalis* WRIGHT, eine für die skandinavische Fauna neue Phoronide aus dem Øresund. Acta Univ. lund (Unders. över Øresund) **33** (2), 1—17 (1943).
- CERFONTAINE, P.: Recherches expérimentales sur la régénération et l'hétéromorphose chez *Astroïdes calycularis* et *Penmaria cavolinii*. Archs Biol., Paris **19**, 245—317 (1902).
- EMIG, C. C.: Ultrastructure du tube digestif de *Phoronis psammophila* CORL. I. Estomac (cellules ciliées). Archs Zool. exp. gén. **108**, 617—632 (1967).
- Ultrastructure du tube digestif de *Phoronis psammophila* CORL. II. Pré-estomac et intestin. Archs Zool. exp. gén. **109**, 145—155 (1968).
- Remarques sur la systématique des Phoronidea. X. Notes sur l'écologie, la morphologie et la taxonomie de *Phoronis ijimai* et de *P. vanvouverensis*. Mar. Biol. **8**, 154—159 (1971)
- Régénération de la région antérieure chez *Phoronis psammophila* CORL. (Sous presse).
- GILCHRIST, J. D.: Reproduction by transverse fission in *Phoronopsis*. Q. Jl microsc. Sci. **63**, 493—507 (1919).
- HARMER, S. F.: On *Phoronis ovalis*. Q. Jl microsc. Sci. **62**, 115—148 (1917).
- IKEDA, I.: Observations on the development, structure and metamorphosis of *Actinotrocha*. J. Coll. Sci. imp. Univ. Tokyo **13**, 507—592 (1902).
- LÖNÖY, N.: Comparative anatomical study on *Phoronis ovalis* WRIGHT from norwegian, swedish and brazilian waters. Univ. Bergen Arb. (nat. Rekke) **2**, 1—23 (1954).
- MARCUS, E.: *Phoronis ovalis* from Brazil. Bolm Fac. Filos. Ciênc. Univ. S Paulo (Zool.) **14**, 157—170 (1949).
- MARSDEN, J. R.: Regeneration in *Phoronis vanvouverensis*. J. Morph. **101**, 307—323 (1957).
- SCHULTZ, E.: Aus dem Gebiete der Regeneration. 3. Über Regenerationserscheinungen bei *Phoronis mülleri* SEL. LONG. Z. wiss. Zool. **75**, 391—420 (1903).
- SELYS-LONGCHAMPS, M. DE: *Phoronis*. Fauna Flora Golf. Neapel **30**, 1—280 (1907).
- SILÉN, L.: Autotomized tentacle crowns as propagative bodies in *Phoronis*. Acta zool., Stockh. **36**, 157—165 (1955).
- Author's address: Dr. C. C. EMIG  
Station Marine d'Endoume  
Rue de la Batterie-des-Lions  
13-Marseille 7<sup>e</sup>  
France

Date of final manuscript acceptance: December 12, 1971. Communicated by J. M. PÉRES, Marseille