

Évaluation du “modèle de recrutement des tubules” chez trois holothuries tropicales aspidochirotés

Christian Ramofafia^{*, 1, 2} et Maria Byrne¹

Introduction

Les holothuries ont une seule gonade comprenant une ou deux touffes de tubules allongés. Les tubules se développent en une seule cohorte ou en cohortes distinctes d'âge différent (Smiley et al. 1991). Chez les espèces où le développement de la gonade est uniforme, l'état gamétogénique des tubules est semblable pour l'ensemble de la gonade et tous les tubules ont une apparence uniforme. Chez les espèces où la gonade a des cohortes de tubules, la gamétogénèse est synchrone à l'intérieur des cohortes mais asynchrone entre celles-ci. Généralement, les tubules de petite taille se trouvent à un stade précoce de la gamétogénèse et les tubules de grande taille sont mûrs. Les tubules de ces gonades sont recrutés progressivement de la partie antérieure à la partie postérieure de la base de la gonade. Une telle évolution progressive des tubules a été décrite en détail pour l'espèce *Stichopus californicus* et a constitué la base du “modèle de recrutement des tubules” pour le développement ovarien des holothuries (Smiley et Cloney 1985; Smiley 1988, 1994; Smiley et al. 1991).

Dans un cycle annuel de reproduction donné, la gonade de *S. californicus* est structurée en trois cohortes distinctes (primaire, secondaire et féconde) de tubules. Les tubules primaires sont fixés sur la section antérieure de la base de la gonade et contiennent des ovocytes prévitellogènes. Dans la partie centrale de la gonade, les tubules secondaires comportent des ovocytes vitellogènes. Les tubules féconds sont fixés sur la partie postérieure de la base de la gonade et ne comptent que des ovocytes vitellogènes tardifs. Après la reproduction, ces tubules sont résorbés. Chez *S. californicus*, il faut au moins deux ans pour que des tubules qui ont été recrutés deviennent matures. Les tubules primaires apparaissent l'année N et évoluent en tubules secondaires lors de l'année N+1. Les tubules secondaires deviennent des tubules féconds lors de l'année N+2 (Smiley et Cloney, 1985). D'aucuns ont fait valoir que ce schéma de développement des ovocytes et des ovaires pourrait s'appliquer *grosso modo* à toute la classe des Holothuroidea (Smiley et Cloney 1985).

Lorsqu'ils ont évalué l'applicabilité du modèle de recrutement des tubules pour les holothurides, Sewell

et al. (1997) ont signalé que le développement de la gonade d'un grand nombre d'espèces des ordres Dendrochirotés, Apodes et Molpadides ne correspondent pas au modèle. La plupart des holothurides appartenant à ces ordres semblent posséder des ovaires dont tous les tubules se trouvent à un stade analogue de développement. Bien que le modèle ait été axé sur une espèce aspidochirote, seuls les ovaires d'*Holothuria forskali* (ordre Aspidochirotés) auraient par la suite correspondu aux prédictions du modèle (Tuwo et Conand, 1992). À l'image de *S. californicus*, *H. forskali* est un holothuride présent en zone tempérée. L'évaluation du développement ovarien chez plusieurs aspidochirotés tropicaux — notamment d'*Holothuria atra*, *H. floridana*, *H. mexicana*, *H. nobilis*, *Actinopyga echinites*, *Stichopus variegatus* et *Thelenota ananas* (Conand 1981, 1982, 1993a, b; Engstrom 1980; Pearse 1968) — a permis de constater que leurs ovaires n'évoluent pas conformément aux prédictions du modèle (Sewell et al. 1997). Dans cet article, nous décrivons le développement de la gonade chez *H. fuscogilva*, *H. scabra* et *Actinopyga mauritiana* aux îles Salomon, et nous évaluons le système de croissance des tubules gonadiques par rapport au modèle. Il existe d'autres descriptions de reproduction pour *H. fuscogilva* chez Conand (1981, 1989, 1993a), Ramofafia et al. (2000), pour *A. mauritiana* chez Conand (1989, 1993a), Hopper et al. (1998), Ramofafia et al. (2001), et pour *H. scabra* chez Ong Che et Gomez (1985), Conand (1989, 1993a).

La morphologie de la gonade

Organisation du tubule

La gonade de *H. fuscogilva*, *H. scabra* et *A. mauritiana* était composée d'une seule touffe de tubules issus de la base de la gonade (figure 1A). Aucune cohorte distincte de tubules n'a été constaté. Les tubules étaient disposés tout autour de la base de la gonade qui avait une position centrale (figure 1A). Un seul conduit génital traversait la base de la gonade jusqu'au gonopore externe.

La croissance du tubule

Après la période de reproduction estivale de *H. fuscogilva* et *A. mauritiana* (août-décembre), de nouveaux

* Mél. : cramo@anatomy.usyd.edu.au

1. Department of Anatomy and Histology F13, Université de Sydney (Australie).
2. ICLARM Coastal Aquaculture Centre, P. O. Box 438, Honiara (îles Salomon).

tubules sont apparus en mars ou en avril. Ces tubules se sont ensuite développés et ont atteint leur maturité en août (*H. fuscogilva*) ou en octobre (*A. mauritiana*). Chez *H. scabra*, le développement de la gonade a été asynchrone et la reproduction a semblé être continue. Chez *H. scabra*, le développement de la gonade a été différent selon les individus mais l'état des tubules de toutes les gonades était semblable. Chez toutes les espèces, les tubules gonadiques se sont développés en une seule et même cohorte (figure 1A).

Chez ces trois espèces, la croissance de la gonade s'est matérialisée par une augmentation de la taille (longueur et diamètre) des tubules et du nombre de ramifications. La taille des tubules a augmenté au fur et à mesure du développement des ovocytes. La ramification des tubules a augmenté le volume de la gonade, et donc la fécondité. La ramification des tubules chez ces trois espèces s'est toujours effectuée par bifurcation qui intervenait une ou deux fois sur des segments préalablement ramifiés (figure 1B). La longueur des branches était variable, mais l'état gamétogénique était semblable dans les ramifications. Chez *H. fuscogilva*, quelques tubules ramifiés de petite taille ont été observés. Cependant, l'état gamétogénique de ces tubules courts était semblable à celui de tubules d'une longueur plus importante. Les ovaires gravides des trois espèces occupaient plus de la moitié de la cavité coelomique, s'étendant distalement jusqu'à la région postérieure de la cavité coelomique; en outre, leur poids humide variait entre 50 et 100 grammes. Les ovaires gravides étaient généralement empilés avec des ovocytes matures que l'on voyait facilement à travers la paroi transparente de l'ovaire (figure 1C, D).

Chez ces trois espèces, la reproduction n'était pas synchrone parmi les tubules. En cours de reproduction, les ovaires avaient des tubules après ponte ou

non. L'examen de préparation de de ces tubules écrasés et placés entre une lame et une lamelle fait apparaître la présence de phagocytes et d'ovocytes dégénérés, indiquant qu'un grand nombre d'œufs non pondus étaient résorbés. Dans les ovaires vides, tous les tubules étaient de taille réduite et avaient un aspect ridé (figure 1E). Toutefois, des œufs non fécondés pouvaient encore être présents et un grand nombre d'entre eux étaient dégénérés (figure 1F). Chez *H. fuscogilva* et *A. mauritiana*, des individus sans gonade ont été découverts. Pour ces espèces, il semble que la résorption totale des gonades intervient chaque année chez certains individus, lors de la phase de post-ponte. On a rarement trouvé des individus sans gonade chez *H. scabra*, ce qui donne à penser que la résorption totale des gonades chez cette espèce est rare.

La gamétogenèse

L'histologie de l'ovaire a montré que, chez *H. fuscogilva* et *A. mauritiana*, la gamétogenèse avait débuté en mars ou en avril par la présence d'ovocytes précoces dans la couche germinale. Chez *H. scabra*, la gamétogenèse a été asynchrone chez les individus ayant des gonades dont le stade de maturité était différent pendant toute l'année. Malgré cette différence, la gamétogenèse était semblable chez ces trois espèces, les ovocytes vitellogènes apparaissant le long de l'épithélium germinale au cours de reconstitution des ovaires. L'activité vitellogène a été observée dans des ovaires en phase de croissance, les ovocytes prévitellogènes, vitellogènes précoces, intermédiaires et tardifs étant répartis dans toutes les tubules gonadiques. À l'approche de la maturité, les ovocytes pleinement développés occupaient une place prépondérante dans le tubule. Chez les trois espèces, l'histologie a permis de constater que les ovocytes prévitellogènes étaient présents le long de l'épithélium germinale tout au long de

Tableau 1. Description de la morphologie du tubule gonadique chez trois holothuries par comparaison au modèle de recrutement du tubule.

Caractéristiques du modèle	Espèces		
	<i>Holothuria fuscogilva</i>	<i>Holothuria scabra</i>	<i>Actinopyga mauritiana</i>
Cohortes de tubules distinctes	Cohorte unique	Cohorte unique	Cohorte unique
Recrutement progressif du tubule	Non	Non	Non
Pas de résorption totale du tubule	Oui, parfois	Absente	Oui, parfois
Aucun renouvellement gamétogénique des tubules en phase post-ponte	Renouvellement gamétogénique	Renouvellement gamétogénique	Renouvellement gamétogénique
Production unique d'ovocytes à l'intérieur des tubules	Génération d'ovocytes qui se chevauchent	Génération d'ovocytes qui se chevauchent	Génération d'ovocytes qui se chevauchent
Les ovocytes ont besoin de plus d'une année pour arriver à maturité	Les ovocytes sont arrivés à maturité en moins d'une année	Les ovocytes peuvent arriver à maturité en moins d'une année (?)	Les ovocytes sont arrivés à maturité

la phase de développement. Le renouvellement gamétogénique au cours de la période de ponte a été observé chez ces trois espèces mais la fréquence de ce phénomène était plus importante chez *H. scabra* que chez *A. fuscogilva* et *A. mauritiana*.

Synthèse et conclusion

Pour que les ovaires des holothuries correspondent au modèle, la gonade doit se composer de cohortes distinctes de tubules dont chacun contient des gamètes au même stade de développement (Smiley 1988). Le recrutement de ces ovaires montre un schéma régulier de résorption de tubules féconds après la reproduction, suivi d'un remplacement par

des cohortes de tubules vitellogènes. Le développement des ovaires chez *H. fuscogilva*, *H. scabra* et *A. mauritiana*, provenant des Îles Salomon, était différent à bien des égards du modèle (tableau 1). À l'évidence, il n'y a pas de correspondance avec le modèle décrit pour *S. californicus* (Smiley 1988). Le développement des ovaires chez *H. fuscogilva*, *H. scabra* et *A. mauritiana* provenant d'autres zones tropicales est semblable à celui décrit ici (Conand 1993a; Hopper et al. 1998; Ong Che et Gomez 1985; Reichenbach 1999; Tuwo 1999). Le nombre croissant d'espèces aspidochiotes ne correspondant pas au modèle nous conduit à être d'accord avec Frick et al. (1996) et Sewell et al. (1997) lorsqu'ils affirment que le modèle n'est pas la règle pour l'ovogenèse des holothurides.

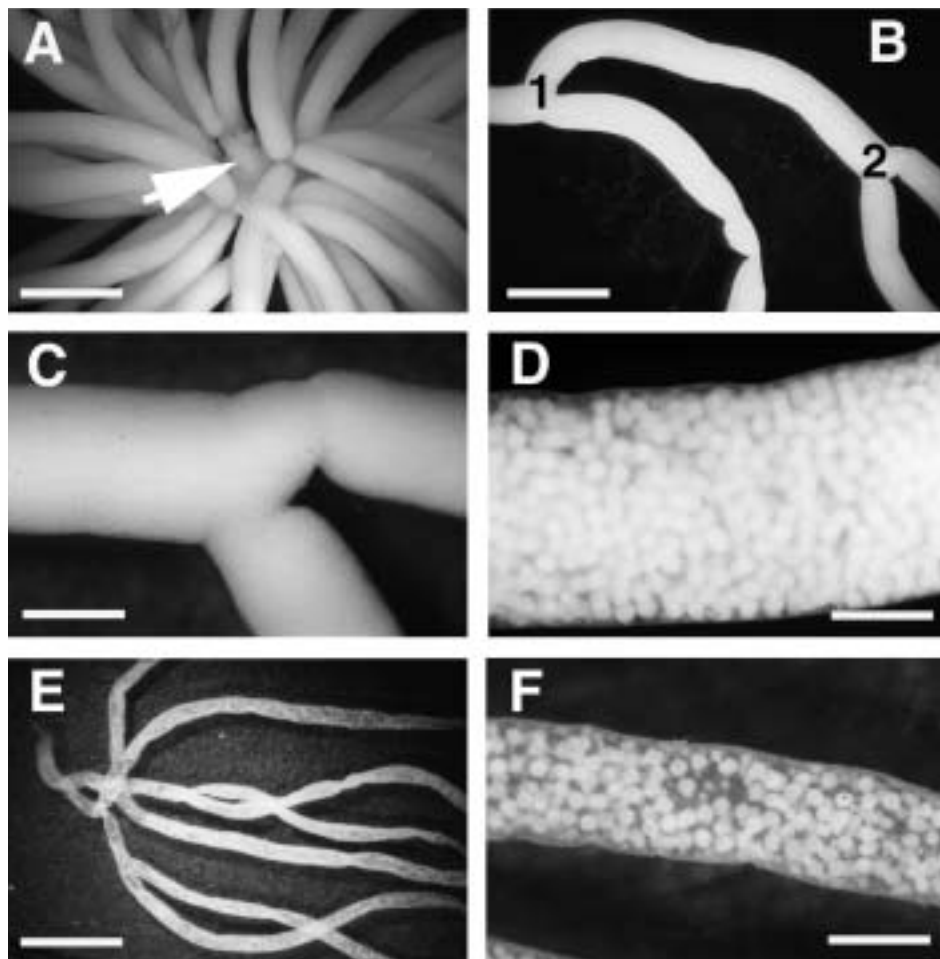


Figure 1. Morphologie de la gonade des holothuries aspidochiotes des zones tropicales

- A. *A. mauritiana*. Ovaire mature composé d'une touffe unique de tubules issus de la base de la gonade (flèche). Notez la fixation radiale des tubules autour de la base de la gonade.
- B. Ramification du tubule (1 et 2) qui donne naissance à des branches de longueurs variables.
- C. Tubule ramifié de *A. mauritiana* illustrant le développement gamétogénique à l'intérieur des branches.
- D. Tubule d'ovaire mûre de *H. fuscogilva* pleine d'ovocytes matures visibles à travers la paroi transparente du tubule.
- E. Tubule vide de *A. mauritiana*. Notez la taille réduite des tubules.
- F. Une partie du tubule, apparaissant en E, grossie pour montrer les ovocytes résiduels disposés de façon désordonnée.

Échelle de A, B, E = 300 µm; C = 90 µm; D = 53 µm; F = 50 µm.

Remerciements

Ces travaux ont été entrepris au Centre d'aquaculture côtière (CAC) des Îles Salomon. Les auteurs remercient les chercheurs du CAC de leur avoir fourni une aide technique et d'avoir recueilli des échantillons, en particulier Stephen Battaglène, Maxwell Sau, Henry Rota, Idris Lane et Cletus Pita. Ils remercient également le personnel du service d'examen au microscope électronique de l'Université de Sydney qui leur a fourni des photographies, sans oublier l'ACIAR pour son aide financière, l'AusAID pour la bourse d'études du troisième cycle accordée à Christian Ramofafia et le Conseil australien pour la Recherche pour un crédit important octroyé à Maria Byrne.

References

- Conand, C. 1981. Sexual reproduction of three commercially important holothurian species (Echinodermata) from the lagoon of New Caledonia. *Bull. Mar. Sci.* 31(3):523-543.
- Conand, C. 1982. Reproductive cycle and biometric relations in a population of *Actinopyga echinites* (Echinodermata: Holothuroidea) from the lagoon of New Caledonia, western tropical Pacific. In: Lawrence JM (ed.) International Echinoderm Conference, Belkema, Rotterdam. 437-442.
- Conand, C. 1989. Les Holothuries Aspidochirotes du lagon de Nouvelle-Calédonie : biologie, écologie et exploitation. Etudes et Thèses, Paris : ORSTOM. 393 p.
- Conand, C. 1993a. Reproductive biology of the holothurians from the major communities of the New Caledonian Lagoon. *Mar. Biol.* 116:439-450.
- Conand, C. 1993b. Ecology and reproductive biology of *Stichopus variegatus* an Indo-Pacific coral reef sea cucumber (Echinodermata: Holothuroidea). *Bull. Mar. Sci.* 52(3):970-981.
- Engstrom, N.A. 1980. Reproductive cycles of *Holothuria (Halodeimeia) floridana*, *H. (H) mexicana* and their hybrids in Southern Florida, USA. *International J. Invert. Reprod.* 2:237-244.
- Frick, J. E., E.E. Ruppert and J.P. Wourms. 1996. Morphology of the ovotestis of *Synaptula hydriiformis* (Holothuroidea: Apoda): an evolutionary model of oogenesis and the origin of egg polarity in echinoderms. *Invertebr. Biol.* 115:46-66.
- Hopper, D.R., C.L. Hunter and R.H. Richmond. 1998. Sexual reproduction of the tropical sea cucumber, *Actinopyga mauritiana* (Echinodermata: Holothuroidea) in Guam. *Bull. Mar. Sci.* 63(1):1-9.
- Ong Che, R.G and E.D. Gomez. 1985. Reproductive periodicity of *Holothuria scabra* Jaeger at Calatagan, Batangas, Philippines. *Asian Mar. Biol.* 2:21-30.
- Pearse, J.S. 1968. Patterns of reproductive periodicity in four species of Indo-Pacific echinoderms. *Proc. Indian Acad. Sci. Sect. B* 68:247-279.
- Ramofafia, C., C.S. Battaglène, J.D. Bell and M. Byrne. 2000. Reproductive biology of the commercial sea cucumber *Holothuria fuscogilva* in the Solomon Islands. *Mar. Biol.* 136:1045-1056.
- Ramofafia, C., C.S. Battaglène and M. Byrne. 2001. Reproductive biology of the intertidal sea cucumber *Actinopyga mauritiana* in the Solomon Islands. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 81 (in press).
- Reichenbach, N. 1999. Ecology and fishery biology of *Holothuria fuscogilva* (Echinodermata: Holothuroidea) in the Maldives. *Bulletin of marine Science* 64:103-113.
- Sewell, M.A., P.A. Tyler, C.M. Young & C. Conand. 1997. Ovarian development in the Class Holothuroidea: a reassessment of the 'Tubule Recruitment Model'. *Biol. Bull.* 192:17-26.
- Smiley, S. 1988. The dynamics of oogenesis and the annual ovarian cycle of *Stichopus californicus* (Echinodermata: Holothuroidea). *Biol. Bull.* 175:79-93.
- Smiley, S. and R.A. Cloney. 1985. Ovulation and the fine structure of the *Stichopus californicus* (Echinodermata: Holothuroidea) fecund ovarian tubules. *Biol. Bull.* 169:342-364.
- Smiley, S., F-S. McEuen, C. Chaffee and S. Krishan. 1991. Echinodermata: Holothuroidea. In: A.C. Giese, J.S. Pearse and V.B. Pearse (eds). *Reproduction of marine invertebrates, vol VI: Echinoderms and Lophophorates, California: Boxwood Press.* 663-750.
- Smiley, S. 1994. Holothuroidea. In: F.W. Harrison and F.S. Chia (eds). *Microscopic anatomy of invertebrates, vol. 14: Echinodermata.* New York: Wiley Liss. 401-471.
- Tuwo, A. and C. Conand. 1992. Reproductive biology of the holothurian *Holothuria forskali* (Echinodermata). *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 72:745-758.
- Tuwo, A. 1999. Le cycle de reproduction de *Holothuria scabra* de l'île de Saugi, dans l'archipel de Spermonde, au sud-ouest de Sulawesi (Indonésie). *La Bêche-de-mer, bulletin de la CPS* 11:9-12.