Organe de Monsieur de Man et insémination traumatique

Alain Chabaud *, Odile Bain *, Jean-Pierre Hugot *, Robert L. Rausch ** et V.R. Rausch **

* Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire des Vers, associé au CNRS, 61, rue de Buffon, 75231 Paris Cedex 05

** Division of Animal Medicine SB-42, School of Medicine, University of Washington, Seattle, WA 98195, USA.

Résumé

L'organe de de Man des Nématodes Oncholaimidae est avant tout un appareil adapté à l'insémination traumatique. Il se perfectionne progressivement au cours de l'évolution. Contrairement à ce qui se passe chez les Hémiptères Cimicoidea, l'appareil ne se constitue pas à partir de cellules indifférenciées. Comme l'a montré Rachor (1969), il y a, à l'origine, une duplication de la gonade qui constitue un canal mettant en rapport direct l'intestin et l'ovaire. C'est cet organe qui est détourné de sa fonction première par le phénomène d'insémination traumatique. Par ailleurs, en fin d'évolution, l'organe peut exister alors que le phénomène d'insémination traumatique n'existe pas ou n'existe plus. Il paraît, dans ce cas, être utilisé pour des sécrétions de substances favorisant la copulation. Maseria, Aphasmidien Muspicéide parasite de Chauve-souris, a un organe proche de celui des Oncholaimidae. Son origine et sa fonction sont discutées. Les auteurs soupconnent un rôle dans l'osmorégulation.

SUMMARY

The demanian organ and traumatic insemination

The demanian system of Oncholaimid nematodes is above all an organ adapted to traumatic insemination. It has been modified and perfected throughout the course of evolution. In contrast to that which occurs in Cimicid Hemiptera, the apparatus is not formed from undifferentiated cells. As Rachor (1969) has shown, a simple duplication of the gonad forms a canal connecting the intestine and ovary. It is this canal which has its original function modified by the phenomenon of traumatic insemination. The demanian organ may exist even though the phenomenon of traumatic insemination is absent or has disappeared. In this case, it seems to be used for the secretion of substances favouring copulation. *Maseria*, an aphasmadian muspiceid parasite of bats, has an organ similar to that in the Oncholaimidae. Its origin and function are discussed. The authors suspect it plays a role in osmo-regulation.

L'organe de de Man, décrit par cet auteur (1886) chez certains Nématodes libres (Oncholaimidae marins), a été étudié par différents auteurs, en particulier zur Strassen (1894), et Cobb (1930) qui l'a nommé.

L'essentiel de ce que l'on en sait en 1965 est clairement résumé par De Coninck; il indique en terminant : "Les fonctions de l'organe de de Man sont encore problématiques. Il sécréterait un liquide adhésif qui jouerait un rôle dans la reproduction".

C'est en 1969 que paraît le travail fondamental de Rachor. Une étude comparée très approfondie de l'organe, dans les dix genres d'Oncholaimides où il existe, permet à l'auteur d'en tracer l'évolution. Celle-ci, récapitulée en schémas, peut être résumée de la façon suivante :

A. Un diverticule du tube génital lie l'extrémité distale de chaque ovaire à l'intestin. La jonction de chaque tube avec l'intestin se fait par un osmosium (Os). Le tissu de l'osmosium est composé de cellules intestinales qui font saillie dans le tube. L'épithélium du tube lui-même provient de la gonade (Fig. 1 A).

B. Les deux tubes précédents fusionnent en un canal principal (CP) ("Hauptrohr"). Gelui-ci a cinq ramifications:

— une paire de canaux (ductus entericus: De) joignant le canal principal à l'intestin. Les

connections avec l'intestin se font par les osmosia (Os).

— une paire de canaux (ductus uterinus: Du) joignant le canal principal aux parties proximales des oviductes. Les connections ductus uterinus-canal principal se font par les uvettes (Uv). Les connections ductus uterinus-gonade peuvent se faire dans une poche différenciée nommée poche préutérine (Pr U).

— un canal impair joignant le canal principal à la paroi du corps. L'ouverture de ce canal à l'extérieur se fait par le pore terminal (PT) (Fig. 1 B).

C. Le pore terminal est multiple. Il s'est déplacé postérieurement; les *ducti uterini* sont fins et courts et se déversent dans une poche préutérine à l'extrémité distale des oviductes (Fig. 1 C).

D. Monodelphie. Un duclus entericus et un duclus uterinus disparaissent (Fig. 1 D).

Pour Rachor (1969), l'organe de de Man fonctionne comme un réceptacle séminal dans lequel les spermatozoïdes sont maintenus vivants grâce aux sécrétions provenant de l'osmosium.

En 1979, Maertens et Coomans comprennent mieux la fonction de l'organe, par l'observation sur le vivant de l'espèce Oncholaimus oxyuris Ditlevsen: "It appears that the system in this species at least is the usual site from which sperms enter the female reproductive system". Par ailleurs, von Thun (1968), dans une thèse citée par Rachor (1969), avait déjà parlé de tentative de copulation, par le spicule, en perçant la cuticule de la partie postérieure du

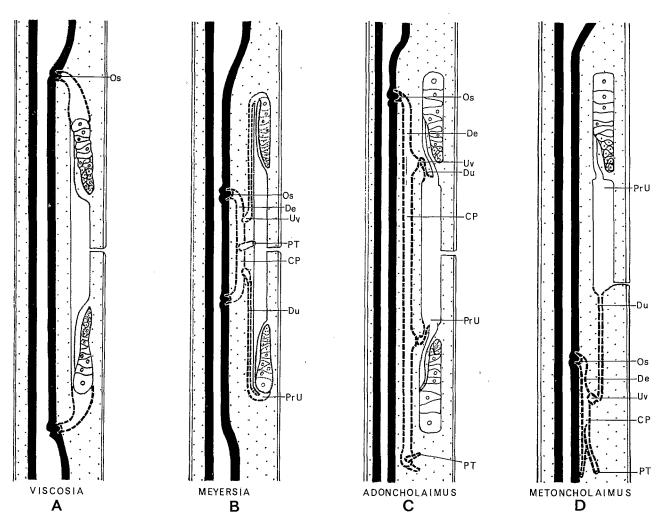


Fig. 1. Schéma de l'évolution de l'organe de de Man chez les Oncholaimidae (adapté de E. Rachor, 1969). CP: canal principal; De: ductus entericus; Os: osmosium; PT: pore terminal; Pr U: poche préutérine; Uv: uvette.

corps de la femelle ; cela était considéré comme une aberration copulatoire exceptionnelle.

Enfin, les "scytalia" de Hopper (1967) ont été correctement interprétés par Rachor (1969), puis par Maertens et Coomans (1978), comme des spicules brisés enfoncés à travers la cuticule de la femelle et résultant également d'aberrations copulatoires.

Si l'on reprend l'ensemble de ces données en ayant à l'esprit, d'une part les travaux de Carayon (1975) sur l'insémination extragénitale traumatique des Hémiptères Cimicoidea, d'autre part la publication de Hugot, Bain et Cassone (1982) sur ce même phénomène chez les nématodes Oxyuroidea, la fonction de l'organe de de Man dans l'insémination traumatique apparaît immédiatement.

Maertens et Coomans (1978) ont presque totalement résolu le problème, mais, ignorant à l'époque l'existence de l'insémination traumatique chez les nématodes, ils n'ont pas pu comprendre que les "terminal pores" par lesquels se fait la fécondation ne sont pas des organes préexistants, mais sont, chez cette espèce tout au moins, déterminés par la piqûre des spicules au cours de l'insémination traumatique.

Le phénomène d'insémination traumatique rend compte de la plupart des particularités anatomiques et évolutives de l'organe de de Man, mais non cependant de la totalité des faits observés.

Nous exposerons donc successivement : i) ce qui, dans le fonctionnement et l'évolution de l'organe, paraît en relation avec l'insémination traumatique ; ii) ce qui n'est pas en relation avec l'insémination traumatique.

Evolution de l'organe de de Man en relation avec l'insémination traumatique

En reprenant les renseignements fournis par Rachor, on peut distinguer quatre types :

Type Kreisoncholaimus nudus (KREIS)

L'insémination traumatique débute vraisemblablement dans ce type, car la fécondation s'effectue dans la vulve, mais il existe une connection entre le canal principal et le vagin.

Type Meyersia minor Hopper

La figure 5a de Rachor (1969) apporte la preuve de l'insémination traumatique. La coupe histologique du pore terminal, c'est-à-dire du point de piqûre, et la disposition des cellules hypodermiques formant la cicatrice, sont très comparables aux figures correspondantes dans la fécondation traumatique des Oxyures.

Type $Adoncholaimus\ fuscus\ {\tt Bastian\ ou}\ A.\ panicus\ {\tt cobb}$

Le ductus uterinus est très réduit. Il ne débouche plus à la limite ovaire-oviducte, mais à la limite oviducte-utérus, dans une petite poche préutérine. Le pore de fécondation n'est plus à proximité de la vulve. Il y a deux groupes de pores latéraux situés dans la région postérieure du corps. La situation postérieure des pores de fécondation entraîne une forte asymétrie de l'appareil de de Man et, en particulier, la perte de l'osmosium postérieur.

Type Metoncholaimus scissus wieser et hopper

L'évolution des structures comprend une accentuation de l'asymétrie, tout l'organe de de Man devenant postérieur, une simplification des structures et une variabilité absurde ("sinnlose") des structures terminales.

Cela correspond pour Rachor (1969) à une évolution dégénérative.

Il apparaît au contraire que cet ensemble de structures correspond à un processus d'adaptation à la fécondation traumatique chez des femelles monodelphes. Le pore terminal (cicatrice de fécondation) s'organise en un ectospermalège (= les glandes moniliformes) correspondant à une différenciation d'origine ectodermique préexistant à l'accouplement comme chez les Hémiptères Cimicoidea (cf. Carayon, 1975).

Beaucoup d'*Oncholaimus* peuvent être rattachés à ce type; les observations de Maertens et Coomans (1978) portent sur *Oncholaimus oxyuris*, mais, dans cet exemple, la position désordonnée des pores terminaux montre qu'il n'y a pas d'ectospermalèges préexistant aux copulations.

Organe de de Man, en dehors de l'insémination traumatique

Dans l'insémination traumatique des Hémiptères, il y a création et évolution progressive d'un système de plus en plus complexe, constitué de mésoderme (mésospermalège) et d'ectoderme (ectospermalège) (Carayon, 1975). Il n'y a pas utilisation de tel ou

tel organe préexistant, détourné de sa fonction première pour faciliter l'insémination traumatique.

Dans le cas des nématodes, au contraire, il semble que l'insémination traumatique utilise un organe préexistant.

Par ailleurs, l'organe de de Man, ou un dispositif anatomique proche de celui-ci, existe chez des nématodes n'ayant pas d'insémination traumatique, et cela pose des problèmes difficiles à résoudre.

ORGANE PRÉEXISTANT A L'INSÉMINATION TRAUMA-TIQUE (type Viscosia viscosa (Bastian)

Rachor (1969) montre que l'organe de de Man le plus simple et le plus primitif est réalisé chez Viscosia viscosa. Il s'agit d'une duplication des tubes génitaux, qui aboutit à la formation d'une paire d'organes tubulaires. Chacun d'entre eux met en relation la zone proximale d'un des ovaires avec l'intestin, cette dernière connection s'effectuant par l'intermédiaire de l'osmosium. A ce stade d'évolution, il n'y a donc aucune relation entre organe de de Man et insémination traumatique. Peut-être peut-on évoquer un phénomène de nutrition directe des cellules génitales, car on connaît, chez un Aphasmidien parasite (Trichinella spiralis Owen), un phénomène un peu comparable, l'ovocyte s'encastrant directement dans une cellule intestinale (Herbaut et al., 1979).

En tous cas, quelle que soit la fonction de l'organe à ce stade d'évolution, il apparaît clairement que c'est seulement à un stade ultérieur qu'il est utilisé pour l'insémination traumatique.

ORGANE PRÉSENT EN L'ABSENCE D'INSÉMINATION TRAUMATIQUE (type Metoncholaimus denticaudatus Schuurmans Stekhoven & Adam, et type Maseria vespertilionis Rausch & Rausch)

Calcoen et Dekegel (1979) ont pu vérifier, par étude ultra-structurale, que, chez *Metoncholaimus denticaudatus*, les *ducti uterini* sont absents et qu'il n'y a pas de spermatozoïdes dans l'organe de de Man. Ces auteurs pensent donc que, contrairement à l'espèce congénère *M. scissus*, l'organe est ici utilisé à la sécrétion de substances utiles à la reproduction, ce qui avait été suggéré par de Man dès 1893.

Le cas de Maseria vespertilionis Rausch & Rausch, 1983, est particulièrement intéressant, car il s'agit ici d'un Muspiceidae, Aphasmidien terrestre parasite sous-cutané de Chiroptères. L'espèce est protérandrique, et le nématode, lorsqu'il est au stade mâle, est dépourvu d'appareil génital externe. L'insémination traumatique est donc exclue. Néanmoins, le

nématode est pourvu d'un canal présentant quatre connections digestives (avec le trophosome constitué à partir de l'intestin), deux connections génitales (une avec chaque oviducte) et un pore terminal. Il est donc difficile de ne pas assimiler l'ensemble à un organe de de Man.

Deux hypothèses se présentent quant à son origine : i) ou bien certains ancêtres de Maseria ont une insémination traumatique et l'appareil préexistant est réutilisé à un autre emploi, ii) ou bien les possibilités anatomiques d'un nématode aphasmidien étant vraisemblablement assez limitées, des structures complexes sont "réinventées" à différentes reprises, pour des fonctions variées, chez des nématodes très séparés zoologiquement.

La fonction de l'organe de de Man chez Maseria est également très énigmatique. Les spermatozoïdes, étant formés avant que la production d'ovocytes ne commence, ont peut-être besoin d'une substance nutritive. Cependant, l'osmo-régulation constitue un problème difficile pour des Aphasmidiens terrestres de grande taille. En effet, les ancêtres marins et de petite taille n'ont pas de grandes nécessités à ce niveau et, chez les grandes formes terrestres, le système assumant cette fonction doit donc être entièrement créé. Les Muspicéides utilisent une des glandes oesophagiennes pour cette fonction (Bain & Chabaud, 1979). Il n'est pas impossible que, chez Maseria, l'organe de de Man collabore à cette fonction.

La plupart des Invertébrés ont à leur disposition des stocks de cellules indifférenciées qui peuvent faire face aux besoins nouveaux qui se présentent au cours de l'évolution. Chez les nématodes, au contraire, ces stocks de cellules sont absents (eutélie), mais ces animaux paraissent particulièrement aptes à utiliser un organe préexistant pour de nouvelles fonctions.

Références

- BAIN, O. & CHABAUD, A.G. (1979). Sur les Muspiceidae (Nematoda: Dorylaimina). Annls Parasitol. hum. comp., 54: 207-225.
- CALCOEN, J.A. & DEKEGEL, D. (1979). Spermatozoa in the demanian organ of female *Adoncholaimus fuscus* (Bastian, 1865) (Nematoda). *Neth. J. Zool.*, 29:142-143.
- CARAYON, J. (1975). Insémination extragénitale traumatique et système paragénital chez les Hémiptères Cimicoidea. Thèse, Doct. Sc. nat., Univ. Pierre et Marie Curie (Paris VI), 237 p. + 255 fig.
- Cobb, N.A. (1930). The demanian vessels in nemas of the genus *Oncholaimus*; with notes on four new Oncholaimus. J. Wash. Acad. Sci., 20: 225-241.

- DE CONINCK, L. (1965). Classe des Nématodes. In: Grassé P.P. (Ed.), *Traité de Zoologie*, Paris, Masson, 4 (2), Némathelminthes: 3-217.
- HERBAUT, C., SLOMIANNY, C., VERNES, A. & BIGUET, J. (1979). Spécialisation du réticulum endoplasmique au contact de l'intestin postérieur chez les ovocytes de *Trichinella spiralis* (Nématode, Trichuroïde). Annls Parasit. hum. comp., 54: 237-242.
- HOPPER, B.E. (1967). Free-living marine nematodes from Biscayne Bay, Florida. II. Oncholaimidae: description of five new species and a new genus (Meyersia). Marine Biol., 1: 145-152.
- Hugot, J.P., Bain, O. & Cassone, J. (1982). Insémination traumatique et tube de ponte chez l'Oxyure parasite du lapin domestique. C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, 294, sér. 3: 707-710.
- MAERTENS, D. & COOMANS, A. (1978). The function of the demanian system and an atypical copulatory

Accepté pour publication le 18 octobre 1982.

- behaviour in Oncholaimus oxyuris. Annls Soc. r. zool. Belg., 108:83-87.
- Man, J.G. de (1886). Anatomische Untersuchungen über freilebende Nordsee-Nematoden. Leipzig, 82 p. + 13 pl.
- RACHOR, E. (1969). Das de Mansche Organ der Oncholaimidae, eine genito-intestinale Verbindung bei Nematoden. Z. Morph. Ökol. Tiere, 66: 87-166.
- RAUSCH, R.L. & RAUSCH, V.R. (1983). Maseria vespertilionis n. g., n. sp., (Dorylaimina: Muspiceidae), a Nematode from Nearctic Bats (Vespertilionidae). Annls Parasit., hum. comp. (sous presse).
- Strassen, O. zur (1894). Über das röhrenförmige Organ von Oncholaimus. Z. wiss. Zool., 58: 460-474.
- Thun, W. von (1968). Autokölogische Untersuchungen an freilebenden Nematoden des Brackwassers. Diss., Univ. Kiel, 72 p. (non consulté).